

A.O. 3900

Article principal
recouvrant en partie

la thèse de Doctorat ès Sciences naturelles

présentée

à la Faculté des sciences de Paris

par

J.C. BRACONNOT

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences

Sujet de la thèse : Contribution à l'étude biologique et
écologique des tuniciers pélagiques
Salpides et Doliolides.

soutenue le 11 février 1970 devant la Commission d'examen

MM. DRACH	Président
PERES	} Examineurs
BOUGIS	
GODEAUX	Invité



Digitized by the Internet Archive
in 2026



**CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES STADES SUCCESSIFS
DANS LE CYCLE
DES TUNICIERS PÉLAGIQUES DOLIOLIDES
I, LES STADES LARVAIRE, OOOZOIDE,
NOURRICE ET GASTROZOIDE⁽¹⁾**

par

Jean-Claude BRACONNOT

Station Zoologique - Villefranche-sur-Mer 06

Manuscrit reçu le 7 avril 1970.

RÉSUMÉ

Après avoir rappelé les grandes lignes du cycle de développement complexe des Doliolides, telles qu'elles peuvent être définies à partir des données bibliographiques et après avoir arbitrairement choisi comme point de départ de notre travail la formation de la larve, nous reprenons l'étude des différents stades des Doliolides présents en Méditerranée à Villefranche-sur-Mer. Trois des quatre sous-genres connus en Méditerranée sont ainsi envisagés : *Doliolina*, *Dolioletta* et *Doliolum* ; le sous-genre *Dolioloides*, très mal connu par surcroît, est totalement absent

(1) Le présent travail est un extrait de la première partie de la thèse de doctorat es Sciences Naturelles soutenue le 11 février 1970 devant un jury de la Faculté des Sciences de Paris, composé de Monsieur le Professeur DRACH, Directeur du laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer ; Monsieur le Professeur PÉRÈS, Directeur de la Station marine d'Endoume (Marseille) ; Monsieur le Professeur BOUGIS, Directeur de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer et de Monsieur le Professeur GODEAUX de l'Université de Liège (Belgique).

Une deuxième partie concernant les stades phorozoïde et gonozoïde sera publiée ultérieurement, la totalité des références bibliographiques figurera à la fin de cette deuxième partie.

de nos eaux et n'a été signalé que rarement en Méditerranée (parfois à un stade où sa détermination peut être mise en doute, l'oozoïde par exemple).

Pour le stade larvaire, nous montrons d'abord que l'idée d'un développement au fond de la mer, admise cependant dans tous les traités, est une légende et provient d'une interprétation erronée d'un texte ancien. Nous remarquons ensuite que seule *Doliolina* possède une larve bien connue ; nous l'avons observée et en avons étudié l'évolution au moyen de mensurations des différentes parties pendant la croissance. Au sujet des deux autres sous-genres *Dolioletta* et *Doliolum*, deux possibilités existent d'après la bibliographie :

- ou bien la larve de *Doliolum* possède une enveloppe sphérique et une queue rudimentaire et celle de *Dolioletta* une enveloppe allongée et une queue bien différenciée.
- ou bien la larve de *Dolioletta* est inconnue et le stade à enveloppe sphérique et queue peu différenciée fait suite au stade allongé chez *Doliolum*.

Nous montrons, par l'élevage de l'une et l'autre larve à partir de l'œuf extrait du gonozoïde, que la larve allongée appartient à *Doliolum* et que la larve à enveloppe sphérique est produite par *Dolioletta*, solution qui n'avait jamais été envisagée par les auteurs jusqu'à présent. Nos élevages donnent aussi une idée de la rapidité du développement chez les Doliolides et également nous permettent d'examiner le phénomène du gonflement de l'enveloppe issue des cellules folliculaires entourant l'œuf à sa libération, ainsi que la possibilité de la nage chez les larves de forme allongée.

L'étude du stade oozoïde comporte la reconnaissance des différents types d'oozoïdes admis par les auteurs et déterminés par eux. Cette reconnaissance est rendue particulièrement difficile par la grande similitude entre des individus produits par des larves très différentes : seul l'oozoïde de *Doliolina* est parfaitement défini, ceux des trois autres sous-genres sont semblables. Nous montrons dans un tableau récapitulatif les résultats des auteurs principaux ainsi que les difficultés de certaines interprétations et proposons quelques modifications du schéma en bâtissant une clef de détermination valable pour les jeunes oozoïdes. Nous avons enfin pu observer l'évolution vers le stade suivant avec les dégénérescences successives des organes internes.

Au stade « nourrice » où les organes utilisés normalement en systématique ont disparu, les études portent depuis 1933 sur la musculature. Nous définissons, en accord avec les auteurs, trois types de nourrices dont les caractères distinctifs sont les proportions relatives des largeurs de bandes musculaires. Jusqu'à présent la seule nourrice connue avec certitude grâce à l'observation de l'évolution du jeune oozoïde jusqu'au stade nourrice est celle de *Doliolina*. Nous apportons la preuve que la nourrice de grande taille appartient à *Dolioletta* par l'observation de la production par son appendice de phorozoïdes déterminables comme *Dolioletta*, ce qui confirme la position intuitive des auteurs. Le troisième type de nourrice appartient donc à *Doliolum*.

Nous observons ensuite le bourgeonnement des blastozoïdes chez *Doliolina* et *Dolioletta* en considérant d'une part la production des bourgeons par le stolon ventral et d'autre part leur fixation sur l'appendice dorsal de la nourrice en comparant nos résultats à ceux de la bibliographie, abondante sur ce point, ce qui nous permet une étude plus rapide.

Le stade gastrozoïde retient longuement notre attention car il est admis que ce stade ne permet aucune classification. Nous étudions les deux sortes de



gastrozoïdes que nous avons obtenues chez *Doliolina* et *Dolioletta* ; cela nous permet de préciser les caractères distinctifs des deux sous-genres et à l'aide d'un tableau récapitulatif nous mettons en évidence le plein accord entre nos résultats et les dessins fournis par les auteurs avec des déterminations diverses.

SUMMARY

After having reminded ourselves of the broad outlines of the complex development of the *Doliolids* as far as they can be defined according to the biographical facts, and after having arbitrarily chosen the formation of the larva as a starting point for our work, we return to the study of the different stages of the *Doliolids* present in the Mediterranean at Villefranche-sur-Mer. Three of the four subgenera known in the Mediterranean are to be considered in this way : *Doliolina*, *Dolioletta* and *Doliolum* ; the subgenus *Dolioloides*, which, moreover is little known, is totally absent from our waters and has only rarely been noted in the Mediterranean (occasionally at a stage where determination can be doubtful, the oozoid, for example).

For the larval stage we first of all point out that the idea of development at the bottom of the sea, recognized however in all the treatises, is a legend, and comes from an erroneous interpretation of an ancient text. Next, we notice that only the *Doliolina* possesses a well-known larva ; we have observed it and studied the evolution of it by means of measuring the different parts during growth. For the two other subgenera *Dolioletta* and *Doliolum* according to the bibliography two possibilities exist :

- either the *Doliolum* larva possesses a spherical envelope and a rudimentary tail, and the *Dolioletta* larva an elongated envelope and a well differentiated tail ;
- or the *Dolioletta* larva is unknown and the spherical envelope stage with a tail only slightly differentiated follows the elongated stage in the *Doliolum*.

We can see, by breeding both larvae from the egg extracted from the gonozoid, that the elongated larva belongs to the *Doliolum* and the larva with the spherical envelope is produced by the *Dolioletta*. Until now, this solution has never been considered by researchers. Our breeding gives us an idea of the rapidity of development in the *Doliolids* and permits from the follicular cells surrounding the egg at its liberation. We can also examine the swimming capabilities of the larva with the elongated form.

The study of the *oozoidal stage* permits the recognition of the different oozoidal types acknowledged by researchers and defined by them. This recognition has been made particularly difficult by the great similarity between the specimens produced by very different larvae. Only the *Doliolina* oozoid is perfectly defined the oozoids of the three other subgenera being similar. We will show in a recapitulatory table the principal researchers' results, as well as the difficulties of certain interpretations, and we offer a few modifications to the scheme by constructing a defining key valid for young oozoids. Lastly, we have been able to observe the evolution towards the following stage with the successive degeneration of the internal organs.

In the "old nurse" stage where the organs which are normally used for classifying have disappeared, studies have been made on the musculature since 1933. We have been able to define, with researchers, three types of old nurses, whose distinctive characteristics are the relative proportions of the widths of the muscular bands. Until now, the only old nurse known with any certitude by means observation of the young oozoid until the old nurse stage, is that of the *Doliolina*. We can prove that the large-sized old nurse belongs to the *Dolioletta* by observing the production by its dorsal process, of phorozoids which can be determined as *Dolioletta* phorozoids. This confirms the researcher's intuitive stand. The third type of old nurse therefore belongs to the *Doliolum*.

Next we observed the *Blastozoidal* budding in the *Doliolina* and the *Dolioletta*, by the examination on the one hand of the production of buds by the ventral stolon and on the other hand their fixation on the dorsal process of the old nurse; at the same time comparing our results with those of the bibliography, which are abundant on this subject, allowing us to make a more rapid study.

The *gastrozoidal* stage held our attention for a long time, for it is admitted that this stage permits no classification. We studied the two sorts gastrozoids which we obtained from the *Doliolina* and the *Dolioletta*. This allowed us to state precisely the distinctive characteristics of the two subgenera, and with the help of a recapitulatory table we show the complete agreement of our results and the drawings given by researchers with various definitions.

ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem wir das Wesentliche bezüglich des komplizierten Entwicklungszyklus der Dolioliden angegeben haben, so wie es aus der Literatur hervorgeht, und als Ausgangspunkt für unsere Arbeit die Bildung der Larve gewählt haben, wollen wir die verschiedenen Stadien der Dolioliden studieren, welche im Mittelmeer, speziell in Villefranche-sur-Mer vorkommen.

Drei der vier Untergattungen, die im Mittelmeer bekannt sind, werden wie folgt bezeichnet: *Doliolina*, *Dolioletta* und *Doliolum*. Die Untergattung *Dolioloides*, übrigens schlecht gekannt, fehlt vollständig in unserer Gegend und sie wurde nur selten im Mittelmeer erwähnt (zuweilen in einem Stadium wo ihre Bestimmung Zweifel erregen kann, zum Beispiel bei der jungen Amme).

Was das Larvenstadium anbetrifft, möchten wir zunächst die Angaben über seine Entwicklung im Meeresgrunde als irrtümlich bezeichnen. Sie beruhen auf einer falschen Deutung eines alten Textes. Sodann bemerken wir, dass allein *Doliolina* eine wohl bekannte Larve besitzt. Wir haben dieselbe beobachtet und haben ihr Werden mittelst Messungen der verschiedenen Körperteile während des Wachstums studiert. Bezüglich der beiden anderen Untergattungen *Dolioletta* und *Doliolum* bestehen nach der Literatur zwei Möglichkeiten: Entweder besitzt die Larve von *Doliolum* eine kugelige Hülle und einen rudimentären Schwanz und diejenige von *Dolioletta* eine längliche Hülle und einen wohldifferenzierten Schwanz; oder die Larve von *Dolioletta* ist unbekannt, und das Stadium der kugeligen Hülle und des wenig differenzierten Schwanzes folgt dem länglichen Stadium von *Doliolum*. Durch die Züchtung beider Larven vom Ei des Geschlechts-tiers aus zeigen wir, dass die längliche Larve zu *Doliolum* gehört, und dass die

Larve mit der kugeligen Hülle ein Produkt der *Dolioletta* ist. Diese Erklärung ist bisher von den Autoren nicht erwägt worden. Unsere Züchtungen unterrichten uns auch über die rasche Entwicklung bei Dolioliden, und sie erlauben auch das Phänomän der Quellung der Hülle, welche aus den das Ei bei seiner Befreiung umgebenden Follikelzellen hervorgeht, zu untersuchen, sowie die Schwimmöglichkeit der länglichen Larven.

Das Studium des Oozoidstadium benötigt die Unterscheidung der verschiedenen Oozoidtypen der Autoren. Diese Erkenntnis wird durch die grosse Ähnlichkeit von Individuen von sehr verschiedenen Larven erschwert: allein die junge Amme von *Doliolina* ist wohl charakterisiert; die der drei anderen Untergattungen sind einander ähnlich. Auf einer Übersichtstafel geben wir die Resultate der hauptsächlichsten Autoren, sowie die Schwierigkeiten betreffs gewisser Deutungen, und wir schlagen einige Abänderungen des Schemas vor, indem wir einem Schlüssel für die Bestimmung der jungen Ammen liefern. Wir haben weiter die Entwicklung des nächsten Stadiums mit den aufeinanderfolgenden Degenerationen der inneren Organe studieren können.

Im Ammenstadium, wo die früheren Organe verschwunden sind, beziehen sich die Studien seit 1933 lediglich auf die Muskulatur. Mit den Autoren unterscheiden wir drei Ammentypen, welche sich durch die relativen Breiten der Muskelbänder unterscheiden. Die einzige bisher mit Sicherheit, dank der Beobachtung der Entwicklung der jungen bis zum Ammenstadium, bekannten Amme ist die von *Doliolina*. Wir bringen den Beweis, dass die grosse Amme der *Dolioletta* gehört, da wir die Pflgetiere als Rückenauswüchse von *Dolioletta* erkannt haben, was die mutmasslich Stellung der Autoren bestätigt. Der dritte Ammentypus gehört somit dem *Doliolum*.

Danach untersuchen wir die Knospung der Blastozoiden bei *Doliolina* und *Dolioletta*, indem wir einerseits die Bildung der Knospen vom ventralen Stolo und andererseits ihre Befestigung auf den dorsalen Auswuchs der Amme betrachten und unsere Resultate mit denen der Literatur, die hier bedeutend sind, vergleichen, was ein rascheres Studium ermöglicht.

Das Ernährungstier Stadium erzwingt unsere Aufmerksamkeit weil angeblich dieses Stadium keine Klassifizierung erlaubt. Wir untersuchen die beiden Arten von Ernährungstieren, welche wir bei *Doliolina* und *Dolioletta* erzieht haben. Dies gestattet uns, die unterscheidenden Merkmale beider Untergattungen zu präzisieren, und mit Hilfe einer Übersichtstafel zeigen wir das volle Einverständnis unserer Resultate mit den Zeichnungen der Autoren und ihren verschiedenen Bezeichnungen.

INTRODUCTION

Nous nous étions proposés, lors de la mise en route de nos recherches sur les Thaliacés, une étude essentiellement écologique et biologique des deux groupes voisins Salpides et Doliolides. En effet ces Tuniciers pélagiques sont abondants dans la faune planctonique de la Méditerranée occidentale et particulièrement à Villefranche ; ils présentent la particularité intéressante de montrer à certaines époques des populations extrêmement abondantes au point que la totalité (ou presque) du zooplancton est constitué de Salpes ou de Doliolles. Rapidement nous avons dû accepter l'évidence que les cycles des espèces étudiées, que nous pensions bien connus et bien décrits, posaient des problèmes que les travaux antérieurs ne permettaient pas de résoudre. Nous avons dû ainsi infléchir notre sujet de préoccupation vers la résolution de ces énigmes zoologiques qui parfois semblaient remettre en question les idées acquises au sujet du cycle de développement des Doliolides et qui effectivement nous ont permis la description de modalités de cycles inconnues jusqu'alors.

Nous allons étudier le cycle des Doliolides et effectuer une revue détaillée des différents stades avec la description de nouvelles structures.

Les raisons de la méconnaissance du cycle des Doliolides peuvent être analysées de la façon suivante :

— Tout d'abord un excès de schématisation a nui à la précision de nos connaissances, certaines espèces abondantes ou peu fragiles ont été décrites et les autres ont été adaptées au cycle général qui était déduit des premières observations.

— Ensuite on a décrit séparément les différents stades de chaque espèce avec des noms différents et il a fallu de nombreuses recherches pour réduire ce grand nombre d'espèces aux seules véritables qui accomplissent leur cycle sous diverses formes. Ainsi chez KROHN (1852), c'est-à-dire au début de l'étude des Doliolles, la même espèce *Doliolum mülleri* était décrite pour la première fois sous ce nom grâce au phorozoïde pendant que la larve et le jeune oozoïde étaient nommés *D. nordmanii* et le stade nourrice *D. troschelii*. De plus certains auteurs, comme HERDMANN (1888), ont décrit de façon très incomplète une grande quantité d'espèces nouvelles sans toujours tenir compte des bonnes descriptions antérieures et ont ainsi créé une confusion encore plus grande dans l'étude du groupe. (On comprend mal les éloges de LAHILLE (1890), qui cite HERDMANN en parlant du « travail si remarquable qu'il a consacré aux Tuniciers recueillis par le Challen-

ger... », p. 6). De nombreuses déterminations et descriptions sont donc douteuses ou erronées.

— Enfin la fragilité des animaux considérés est extrême et la majorité des travaux qui ont été publiés est basée sur l'étude du matériel fixé. Ceci semble insuffisant pour un groupe tel que les Doliolides. L'étude sur le matériel vivant est indispensable pour ne pas commettre d'erreur.

MÉTHODES EMPLOYÉES

Nous avons utilisé plusieurs sortes de méthodes : tout d'abord des pêches effectuées au filet fermant ou non, horizontales et verticales, avec un collecteur à fond mobile (CACHON, 1957) pour obtenir un matériel en excellent état, des élevages en chambre fraîche dans de l'eau du large filtrée ou non suivant les cas (sur Millipore 1,22 μ ou 0,45 μ) ; ensuite les méthodes classiques d'observation avec dessins étant souvent impossibles du fait de la fragilité du matériel, nous avons dû mettre au point des techniques photographiques : l'une utilisant le matériel « Aristophot-Leitz » ne nécessite que l'acquisition d'une habitude de manipulation avec des modifications de montage assez mineures, l'autre, pour les grossissements plus forts (larves de Doliolides par exemple) consiste en un montage personnel avec lampe-éclair (flash de 50 joules) sur microscope Wild (objectifs 4 et 10) sans oculaire ni condenseur (1), montage que nous avons pu mettre au point et qui a donné de bons résultats tout en ne causant aucun chauffage de la préparation. Ces techniques ont permis de rassembler toute une documentation photographique qui constitue la base de nos observations morphologiques sur du matériel vivant ; enfin quelques problèmes particuliers ont été abordés avec les techniques qui leur sont propres (mensurations, anesthésie, fixation, coloration par exemple). Au sujet de l'anesthésie, nous avons utilisé pour de nombreuses photographies le M.S. 222 (Sandoz). Celui-ci procure une immobilisation complète de l'animal sans que des mouvements désordonnés au moment de l'anesthésie provoquent la perte de bourgeons en développement (2). Cet anesthésique est réversible (dose de 1 mg/1), il peut permettre la fixation au formol de structures très fragiles.

Pour la documentation bibliographique, nous avons confectionné un fichier composé de fiches à perforations marginales (C.F.M. Rapidtri n° 358) permettant d'enregistrer 100 informations différentes selon un code que nous avons bâti selon les axes de nos préoccupations. Nous avons préféré utiliser cette méthode plutôt qu'un encochage alphabétique de mots-clefs car nos objectifs étaient très

(1) Contrairement à l'habitude où l'oculaire est conservé ou bien un oculaire photographique spécial est intercalé. Dans notre cas, l'objectif du microscope est utilisé comme objectif photographique avec un « tirage » important.

(2) En effet l'anesthésie des poissons par le M.S. 222 débute par une réaction très violente du sujet qui peut sauter hors du récipient où est provoquée l'anesthésie. Rien de comparable ne se produit ici.

délimités et 100 informations recouvraient nos besoins et ne donnaient pas un code trop compliqué.

HISTORIQUE ET SCHÉMA DU CYCLE DES DOLIOLIDES

Avant d'aborder l'étude détaillée il convient de rappeler en quoi consiste la documentation générale concernant le sujet, les historiques qui ont été publiés et également quel est le cycle classiquement admis dans les grands ouvrages.

L'histoire des recherches sur les Tuniciers pélagiques remonte assez loin car, pour les Doliolides, la première citation serait celle de QUOY et GAIMARD en 1834. Le résumé de toutes les recherches très anciennes a été fait par HUXLEY (1851), VOGT (1854), RITTER (1905) et THOMPSON (1948). Leurs résultats ont été maintes fois rapportés et il n'est pas nécessaire d'y revenir en détail.

Les grands traités de Zoologie récents en langue française comme le traité de GRASSÉ (1948) et le manuel de planctonologie méditerranéenne de TREGOUBOFF et ROSE (1957) font principalement appel aux auteurs anciens en ce qui concerne les Doliolides. En effet les auteurs fondamentaux que nous citons au cours de ce travail ont fixé les grandes lignes de la classification et de la description des cycles dès le début du siècle et parfois à la fin du précédent. Dans certains cas, l'observation précise de certains stades n'a jamais été renouvelée depuis la description originale (c'est le cas, par exemple de la nourrice âgée de *Doliolum* (s.s.), holomyonique, qui n'a pas été étudiée depuis sa figuration par GROBBEN en 1882. Il faut attendre la photo d'un exemplaire en mauvais état publiée par TREGOUBOFF en 1965 pour avoir une nouvelle représentation qui confirme l'existence d'une telle forme pourtant plusieurs fois citée).

Parmi les ouvrages généraux nous devons citer : RITTER (1905), PRENANT (1936), FRASER (1947), THOMPSON (1948), BERRILL (1950). Les auteurs les plus importants pour les Doliolides sont : GROBBEN (1882), ULJANIN (1884), BORGERT (1893 à 1901), NEUMANN (1906 à 1935), GARSTANG (1933), GODEAUX (1957 et suiv.).

Chez les Doliolides le cycle observé est très complexe. Il y a alternance de générations, mais du côté des blastozoïdes, plusieurs formes se présentent successivement. L'œuf émis librement dans la mer effectue seul son développement sous forme de larve caudée avec une chorde larvaire. A la partie antérieure de l'embryon qui est situé dans une coque anhiste provenant des cellules folliculaires (qui entourent l'œuf à sa libération, comme cela se produit chez les Ascidiacés), se forme un céphalotéron qui devient peu à peu un jeune « Oozoïde » avec la régression de la queue et des structures larvaires. Il y a éclosion et libération du jeune oozoïde qui nage et se nourrit active-

ment. L'oozoïde possède au niveau du cardiopéricarde un stolon ventral qui subit la strobilisation à son extrémité et dont les bourgeons (ou probourgeons) se détachent pour effectuer une migration sur le côté du corps de l'oozoïde vers un appendice dorsal postérieur. Le déplacement se produit grâce à des cellules amœboïdes produites à la base du stolon. Les probourgeons se fixent sur l'appendice dorsal et fournissent des bourgeons dont la destinée dépendra de la position sur l'appendice dorsal ; les bourgeons des deux files externes donnent une première génération de blastozoïdes, de forme aberrante, les « Gastrozoïdes », fixés à l'appendice et destinés à effectuer la nutrition et la respiration de la colonie en formation à partir de l'appendice dorsal de l'oozoïde devenu « Nourrice » avec la dégénérescence des organes internes et l'augmentation de la musculature. La deuxième génération de blastozoïdes ou « Phorozoïdes » est produite par la file centrale de bourgeons. Ces individus possèdent la forme typique, en tonnelet, des Doliolés. Ils possèdent sur leur pédoncule ventral des bourgeons qui donneront la troisième génération de blastozoïdes, les « Gonozoïdes » sexués et hermaphrodites protérogyniques. Ces derniers se développent sur le pédoncule du phorozoïde lorsque celui-ci s'est séparé de la colonie. Le gonozoïde à son tour mène une vie libre pendant laquelle il poursuivra sa maturation sexuelle et produira des œufs qui seront libérés et recommenceront le cycle. Ce schéma est repris par tous les auteurs pour toutes les espèces ; quelques variations sont cependant possibles comme nous le verrons par la suite.

Au sujet de la nomenclature, s'il y a eu un certain désordre au début, tout est maintenant très clair et la nomenclature binominale est bien fixée chez les Doliolides. Nous devons citer un fait qui n'apparaît pas dans la littérature spécialisée et qui est montré par DUDICH (1926, p. 20). Cet auteur explique pourquoi dans certains cas on a cité un « *Doliolum* » comme origine du tonneau de quelque crustacés Hypérides tels que les Phronimes, bien que les tailles ne puissent correspondre, le Crustacé étant bien plus grand que tous les Doliolides (1). OTTO (1823) et DELLE CHIAJE (1841) ont étudié respectivement *Doliolum méditerranæum* d'une part et *Doliolum papillosum* et *Doliolum sulcatum* d'autre part. Or le *Doliolum* de OTTO est synonyme de *Pyrosoma* Péron 1804 ; celui de DELLE CHIAJE également. Le nom de *Doliolum* donné par QUOY et GAIMARD en 1834 au premier Doliolide décrit peut donc être conservé, ce qui a été confirmé par la commission internationale de nomenclature zoologique (1922, opinions 68 à 77).

(1) Cela a même été repris récemment d'une part dans un article de la revue *Sciences et Avenir* (n° 187, 1962) d'autre part dans « L'homme et le monde sous marin » (Larousse 1969, p. 214).

Nous avons vu comment se déroule le cycle de développement des Doliolides. Il nous faut choisir un point de départ arbitraire pour étudier en détail les modalités de ce cycle. Il peut être commode de choisir le début de la segmentation de l'œuf avec la formation de la larve, cependant en cas de besoin nous n'hésitons pas à anticiper et utiliser des renseignements concernant le gonozoïde, origine de l'œuf, alors que ce stade n'est étudié qu'à la fin de notre présentation. Il est bien évident qu'en réalité toutes les parties du cycle ont été envisagées sans ordre, celui-ci n'étant nécessaire que pour une présentation claire des résultats.

I. LE STADE LARVAIRE

En abordant l'étude des larves de Doliolides nous nous sommes heurtés à une difficulté : il n'est pas possible, aussi bien à l'aide de la bibliographie qu'avec le matériel récolté en mer, de connaître avec certitude les formes qui existent ainsi que leur évolution.

Tout d'abord les ouvrages généraux émettent l'opinion que le développement des Doliolides se passe dans les grandes profondeurs et qu'il est mal connu pour cette raison; ainsi le manuel de TREGOUBOFF et ROSE (1957), p. 564, dit : « l'œuf émis en liberté descend au fond de la mer où il est fécondé et subit au début une évolution rapide... », p. 565, il constate : « ... l'insuffisance de nos connaissances sur le développement larvaire cordé, qui a lieu généralement dans la zone profonde... ». Cette opinion existe déjà dans le traité de Zoologie concrète de DELAGE et HEROUARD (1898, p. 220) : l'œuf mûr est pondu avec son enveloppe folliculaire, passe dans le cloaque d'où il est immédiatement expulsé et tombe au fond de l'eau » (1). Elle se trouve également chez HARANT et VERNIÈRES (1938, p. 9 et p. 46) et PRENANT (1936, p. 16); elle est reprise dans le traité de Zoologie de GRASSÉ, 1948, T. XI, p. 813). Cependant ce dernier et le manuel de TREGOUBOFF introduisent la notion de rapidité de développement en même temps que la plongée vers le fond pour expliquer les connaissances fragmentaires du développement larvaire.

L'origine de cette idée d'une plongée de l'œuf est sans doute la phrase d'ULJANIN (1884), p. 47, 7^e ligne : « Das in das Wasser ausgestossene Ei schwimmt nicht an der Wasseroberfläche, sondern sinkt sofort auf den Grund wo auch alle ersten Stadien der Entwicklung des Eies (bis zur Ausbildung des zur Locomotion dienenden Schwanzes der Larve) verlaufen ». ULJANIN ne précise pas de quel fond il s'agit (celui de son récipient d'élevage dont il parle cinq lignes plus bas

(1) Il n'est pas encore dit que le développement se passe au fond. On peut penser que les auteurs ont voulu dire seulement que l'œuf plonge à sa libération.

ou celui de la mer), il précise seulement « cette circonstance complique énormément la capture (Verschaffung) du matériel pour étudier le développement de la larve ». Ainsi ULJANIN a voulu sans doute indiquer que les œufs observés par lui avaient une flottabilité négative et les auteurs suivants en ont déduit que le développement se passait au fond de la mer, ce qui est une interprétation certainement trop libre du texte, un peu ambigu, il faut le reconnaître, de ULJANIN. L'idée d'une plongée de l'œuf n'est basée sur aucune observation précise et se transmet fidèlement d'une publication à l'autre. Elle est fort improbable du fait que le développement est rapide, que la descente d'un œuf aussi petit doit être très lente, que tous les Doliolides se trouvent principalement près de la surface, dans les cent premiers mètres et que les stades larvaires ne sont pas rares en surface, quel que soit leur état de développement. Il est donc sûr que le développement ne se passe pas dans les grands fonds mais près de la surface et il convient d'abandonner cette légende qui recouvre simplement une lacune de nos connaissances.

Par ailleurs, et nous allons le voir au cours de notre étude détaillée, des confusions entre les différentes formes de larves ont été faites et une clarification s'impose.

A. Les trois formes de larves de Doliolides

La seule façon d'étudier correctement le stade larvaire est, comme l'indique GODEAUX (1957, p. 166) : « l'élevage de l'œuf fécondé ».

ULJANIN (1884) a réalisé cette condition pour *Doliolum* (*Doliolina*) *mülleri*. Nous avons réussi ces élevages en 1964 pour *Doliolum denticulatum* et en 1968 pour *Doliolum* (*Dolioletta*) *gegenbauri*. Ce sont les trois seuls types de larves connus actuellement et toutes les larves décrites dans les ouvrages spécialisés peuvent être rapportées à l'un ou l'autre de ces types. Ils appartiennent chacun à l'un des sous-genres présents à Villefranche : *Doliolina*, *Dolioletta* et *Doliolum* (s.s.).

Nous traçons un historique de l'étude des larves à propos de chaque forme et nous signalons la documentation bibliographique intéressante ; nous reprenons la description du développement et de l'évolution de la larve vers l'oozoïde, certains problèmes particuliers à ce sujet sont abordés en même temps.

1. La larve de *Doliolum* (*Doliolina*) *mülleri* Krohn.

C'est la seule qui soit bien connue depuis longtemps. ULJANIN (1884) a pu en observer le développement complet au laboratoire.

FOL (1884), qui connaissait les résultats d'ULJANIN, énonce dans une publication, par ailleurs très polémique, que, lui aussi, il a réalisé l'élevage de la larve du *Doliolum* en 1870, il précise : « si je mentionne cette date, ce n'est point pour élever une réclamation quelconque de priorité vis-à-vis du travail d'OULIANINE car les publications seules font date » ; il poursuit en expliquant les limites de son étude. En effet il n'étudie pas réellement le développement mais le problème de l'enveloppe de la larve par comparaison avec les larves d'Ascidies. Il fournit une planche fort intéressante où il attribue son matériel à *Doliolum denticulatum*, alors que de toute évidence la large âgée (malheureusement ne provenant pas de son élevage, ce qui laisse subsister le doute sur l'identité de la larve effectivement élevée) est celle de *Doliolina mülleri*, car elle comporte une vésicule intermédiaire.

Cette larve a donc toujours été déterminée et étudiée sans aucun doute sur son appartenance, son origine et son devenir. Elle est reconnaissable à son tube digestif recourbé en U, typique du sous-genre *Doliolina*, et à la vésicule présente entre le céphalotéron et la queue (Pl. 1, A et B). Elle a été figurée par KROHN (1852), KEFERSTEIN et EHLERS (1861), GROBBEN (1882), NEUMANN (1906) et GODEAUX (1957).

ULJANIN affirme avec certitude que l'œuf libéré dans la cavité cloacale n'est pas fécondé. Il distingue les œufs fécondés des autres par l'aspect plus ou moins net des contours. Il montre la nécessité d'avoir en élevage en même temps des individus au stade femelle et des individus mâles à maturité et de les maintenir assez longtemps dans un bac à eau de mer filtrée à température constante assez fraîche grâce à un circuit d'eau entourant le bac d'élevage. Il fait remarquer la grande vitesse de développement, ce qui ne lui a pas permis de voir tous les stades. Ayant mis en élevage un certain nombre de *D. mülleri* à 16 h 30 un jour, il retrouve le lendemain à 9 h une larve caudée. Une autre fois, il obtient une larve à vésicule et queue à 15 h à partir d'un développement commencé le même jour à 9 h 30. Il décrit alors les stades successifs en les dessinant de façon très claire. Il obtient une larve allongée munie d'une queue et d'une vésicule intermédiaire, qu'il attribue à *Doliolum mülleri* grâce à la filiation qu'il a mise en évidence par son élevage. A la planche 5, il figure deux larves qu'il attribue avec raison à une espèce différente de *D. mülleri* (*D. ehrenbergii*). En effet la première (Fig. 1) possède un tube digestif droit en même temps qu'une vésicule intermédiaire, elle est pour le moment indéterminable (nous verrons plus loin qu'on peut la rapprocher de *Dolioloides rarum* d'après ce qui semble admis pour la détermination des

jeunes oozoïdes). La deuxième larve de cette planche 5 (Fig. 3) n'a pas de vésicule et possède un tube digestif droit. Nous verrons aussi plus loin que cette larve possède les caractères de celle de *Doliolum denticulatum*. La figure 10 est pour nous une énigme, aucune légende ne l'explique ; le texte est muet à son sujet. C'est de toute évidence un jeune embryon sorti de sa coque, de *Dolioletta*. ULJANIN aurait donc vu, sans le savoir, les trois types de larves dont nous allons poursuivre l'étude.

2. Les larves de *Dolioletta gegenbauri* et de *Doliolum denticulatum*.

Ces deux formes vont être envisagées en même temps car jusqu'à la réalisation de nos élevages elles sont plus ou moins confondues et même ramenées à un seul type de larve (NEUMANN, 1906).

NEUMANN (1906), décrit une larve de Doliolide dans le matériel de la Deutsche Tiefsee-Expedition. D'excellentes figures la représentent à différents stades de son développement (Pl. XI, XIII, XIV et XV). Dans toutes ces illustrations il s'agit d'une larve allongée, possédant une queue bien développée, avec une chorde bien visible et aucune trace de vésicule intermédiaire. NEUMANN fait suivre ce développement par un stade qu'il représente à la figure 2 de la planche XV. L'enveloppe devient alors sphérique et le jeune oozoïde qui est à l'intérieur est complètement formé et a résorbé complètement sa queue. Donc, pour NEUMANN en 1906, il est clair qu'un stade à enveloppe sphérique fait suite aux stades à enveloppe allongée dans le développement d'une seule et même larve, celle de *Doliolum denticulatum*. On trouve encore dans le manuel de TRÉGOUBOFF et ROSE (1957) une telle interprétation : « l'enveloppe anhiste entourant l'embryon, formée probablement aux dépens du liquide périvitellin, expulsé de l'œuf au moment de la segmentation, *se distend* et devient sphérique... ». FRASER (1947) semble aussi partager cette façon de voir ; il figure en effet une larve à enveloppe allongée, mais dont l'avant est arrondi, puis une deuxième larve où la queue est en dégénérescence, l'embryon étant ramassé dans la partie avant de l'enveloppe qui devient nettement sphérique en gardant une pointe qui ne comporte plus la queue. Ces dessins sont faits à partir d'animaux fixés et sans doute en mauvais état qui sont attribués à *D. gegenbauri* var. *tritonis*. Cependant NEUMANN lui-même, en 1913, remarque une difficulté dans son interprétation ; il a alors trouvé des individus à enveloppe sphérique montrant un stade de résorption de la queue qui ne correspond pas à l'état relativement juvénile des organes du céphalotéron. Il conserve néanmoins sa position en faisant remarquer que toutes les larves de cette espèce ne doivent pas avoir des développements identiques et que la queue peut se résorber plus ou moins tôt suivant les individus. GODEAUX (1957) montre les difficultés de l'interprétation de NEUMANN et pense que l'on doit attribuer la forme allongée à *Dolioletta gegenbauri* ou aux espèces voisines et la forme sphérique à *Doliolum denticulatum*. Cette position est confirmée par le même auteur en 1961 : ces larves sphériques appartiendraient à *Doliolum denticulatum*, mais aussi à *Doliolum nationalis*, espèce très voisine de la première, puis en

1962 avec la figuration de deux larves allongées sans vésicule intermédiaire, attribuées à *Dolioletta gegenbauri* (Fig. 1 et 2). Toutefois l'auteur maintient sa position « jusqu'à preuves définitives données par l'élevage de l'œuf fécondé en aquarium et les études statistiques sur un abondant matériel » (1957, p. 166).

Nous avons pu, à Villefranche, réaliser les élevages des deux types de larves qui prêtaient à discussion. Pour *Doliolum denticulatum*, l'expérience a réussi le 29 mai 1964 à partir d'un seul gonozoïde présent dans nos pêches (BRACONNOT, 1964). Celui-ci portait dans l'ovaire un œuf beaucoup plus gros que les trois autres ; nous l'avons libéré au moyen d'une aiguille fine sous le microscope. L'œuf mesurait environ 0,25 mm de diamètre et restait au fond du bac d'élevage. Environ trente minutes après, l'œuf montrait sa première division ; 25 minutes plus tard il en était au stade 4. L'œuf a été aussitôt mis en chambre fraîche en évitant les manipulations qui auraient pu nuire à son développement. Le lendemain, une larve allongée était visible et l'enveloppe n'était distincte de l'embryon que le soir de ce jour. Le céphalotéron était visible le troisième jour au matin. Ensuite l'oozoïde se différenciait et la queue se résorbait peu à peu. La libération eut lieu alors que la queue était réduite à un nodule. Deux autres larves exactement identiques ont pu être observées le 16 juin 1964. Elles provenaient de bacs à élevage où des gonozoïdes de *Doliolum denticulatum* étaient en attente ; la ponte n'y a pas été provoquée. D'autres développements ont confirmé les résultats du premier : le 22 mars 1965, le 1^{er}, le 14 et le 16 avril 1965 ; en tout 8 larves ont ainsi été obtenues en élevage. Elles sont toutes de forme allongée avec une queue et une corde bien développées, sans vésicule intermédiaire entre la queue et le céphalotéron. L'obtention de l'oozoïde se produit toujours quatre à cinq jours après la première division de l'œuf ; le développement est donc assez rapide (température d'environ : 15 °C).

La première larve que nous avons obtenue ne nageait pas, la queue ne montrait que quelques mouvements très faibles. La larve n° 5 par contre nageait parfaitement, la queue restant tout à fait rigide et effectuant un simple mouvement de balancier, et cela jusqu'à un stade de résorption de la queue assez avancée (Pl. I, C à F).

La nage des larves ne semble pas communément admise et GODEAUX (1957, p. 265) écrit : « ajoutons que les trois types d'oozoïdes connus se développent à l'intérieur des enveloppes ovulaires et que le stade nageur n'existe pas, la dispersion est passive ». Plus haut, il note (p. 169) : « alors que la larve d'*Ascidie*

est nageuse, la larve de *Doliolum* ne quitte pas ses enveloppes ». Pourtant Fol (1884, p. 150) écrit : « l'espace qui sépare de tous côtés le *Doliolum* de sa coque est rempli par une gelée qui le maintient en place et transmet à la coque flexible les mouvements natatoires de la queue », (il s'agit de la larve de *Doliolina*). Il est vrai que toutes ces larves ne quittent pas leur enveloppe, mais cela ne les empêche pas d'effectuer une véritable nage, assez faible pour conserver une certaine passivité quant à leur dispersion. Seule la larve à enveloppe sphérique que nous allons étudier ne nage pas.

Chez *Dolioletta gegenbauri*, l'élevage de la larve produite par développement de l'œuf extrait d'un gonozoïde a été réussi le 29 avril 1968 après de très nombreux essais et échecs depuis 1964, année de l'élevage de la larve précédente. La difficulté provient, d'une part, de la relative pauvreté du plancton en *Dolioletta* et surtout de l'extrême fragilité des gonozoïdes qui sont tous très abimés par le filet et, d'autre part, du fait que les œufs sortis des gonozoïdes ne sont sans doute pas fécondés, contrairement à ce qui semble se produire chez *Doliolum denticulatum*. Une pêche en surface à la sortie de la rade de Villefranche-sur-Mer, le 29 avril 1968, a rapporté plus d'une centaine de gonozoïdes et phorozoïdes de *Dolioletta gegenbauri*, tous en mauvais état, mais cependant déterminables sans aucune ambiguïté selon les critères que nous verrons lors de l'étude des gonozoïdes. Le mode opératoire de l'expérience a été le suivant : les œufs isolés à partir de 30 gonozoïdes choisis parmi ceux qui étaient les mieux conservés étaient au nombre de 28 dans la matinée du 29 avril 1968 ; aucun n'était divisé à 14 h. A 14 h 30 nous avons choisi deux gonozoïdes dont les testicules semblaient mûrs (l'observation des spermatozoïdes à très longs flagelles et en excellent état a pu être faite). Après dilacération des testicules pour libérer les spermatozoïdes, quelques gouttes de cette eau chargée de produits mâles ont été mises en contact avec les œufs. La température était de 18 °C environ. A 15 h 30 une première division était visible sur l'un des œufs, le stade 2 était atteint à 15 h 45, le stade 4 à 16 h 25, 8 à 16 h 55 et la morula à 17 h 45. Cinq œufs en tout se sont divisés suivant le même processus. Seules trois larves se sont développées normalement et une a libéré un oozoïde en bon état deux jours après. Le développement (BRACONNOT, 1968) montre une succession de stades semblables à ceux qui s'observent chez les autres espèces. L'enveloppe sphérique anhiste caractéristique se produit par le gonflement en un point des cellules folliculaires qui forment alors une calotte à un pôle, puis dégénèrent et se détachent ;

l'enveloppe reste sphérique dans cette espèce et la queue de la larve est toujours rudimentaire. Le développement est rapide et dure deux jours et demi à peu près dans les conditions de cet élevage (température de 18 °C environ, eau de mer filtrée). Incontestablement la larve ainsi obtenue est la larve à « queue peu différenciée et à enveloppe sphérique » des auteurs ; larve fréquente en Méditerranée.

Cette détermination, sûre parce que provenant de l'élevage, n'est pas incompatible avec les circonstances relatées par GODEAUX en 1957. En effet (p. 165) cet auteur signale un point faible dans l'argumentation qui appuie son interprétation : « si les larves cordées de NEUMANN représentent le type *gegenbauri*, pourquoi la « Valdivia » n'en a-t-elle guère capturé d'individus reconnaissables ? Alors que les pêches de l'« Armauer Hansen » contiennent des phorozoïdes ou des gonozoïdes de *D. gegenbauri*, pourquoi une unique larve cordée y a-t-elle été retrouvée ? ». Ces questions sont maintenant expliquées par notre détermination. L'auteur oppose à ces questions le fait que les bateaux ne recueillaient qu'un échantillon incomplet de la faune d'une station donnée, tandis qu'à Villefranche « la prospection pratiquée de manière intensive depuis de très nombreuses années et toujours dans le même périmètre a fourni des résultats statistiques bien plus significatifs. » L'auteur fait là allusion aux indications qui lui ont été données par TRÉGOUBOFF (1) et qui ne sont pas assez précises pour être un argument décisif.

En 1961, GODEAUX attribue la larve sphérique à *Doliolum nationalis*, espèce voisine de *Doliolum denticulatum*. Il montre que cette larve anoure trouvée en une centaine d'exemplaires dans une pêche qui comportait près de 2 000 Doliolides (à Villefranche, le 25 mai 1957, entre 15 et 20 m) pourrait appartenir à l'espèce *Doliolum nationalis*, dont 1 800 individus (phorozoïdes) étaient présents dans la pêche ; et, appliquant le principe de FOWLER, il relie les larves anoures sphériques aux phorozoïdes de *Doliolum nationalis*, alors que le stade intermédiaire, le gonozoïde, manque totalement dans la pêche. Les seuls gonozoïdes présents sont précisément 5 gonozoïdes de *Dolioletta gegenbauri*. Nous verrons plus loin l'explication de la présence de grande quantité de phorozoïdes de *Doliolum nationalis* sans qu'aucun stade de développement de cette espèce ne l'accompagne.

Nous venons donc de montrer comment la cohérence de nos résultats avec les observations antérieures peut être rétablie. Une question, non résolue encore, se pose au sujet de la larve sphérique de *Dolioletta*. En général la présence simultanée des larves et des gonozoïdes de *Dolioletta* est observée. Cependant fréquemment le nombre de larves est très grand par rapport à celui des gonozoïdes et la

(1) Celles-ci n'ont jamais eu la forme de résultats numériques provenant de comptages précis et ne peuvent être assimilées à des « résultats statistiques » ; elles indiquent de plus que *Doliolum denticulatum* est l'espèce la plus abondante à Villefranche, ce qui paraît très discutable et probablement erroné (voir la partie écologique de notre travail).

filiation de l'un des stades à l'autre ne semble pas expliquer la présence de cette grande quantité de larves, le nombre d'œufs émis par chaque gonozoïde étant faible. Dans ces cas là, nous devons remarquer que les larves sont presque toutes *au même point de leur développement donc du même âge*. N'y aurait-il pas là un phénomène de multiplication, servant à la dissémination, qui aurait échappé à toute observation ? Actuellement nous ne disposons pas d'éléments suffisants pour répondre à cette question ou même pour poser la question plus clairement en délimitant le problème. Avant de conclure cette étude des larves et de poursuivre vers le stade oozoïde, quelques remarques s'imposent au sujet de l'enveloppe des trois types de larves et au sujet de la croissance des embryons.

B. L'évolution des larves

1. Enveloppes.

FOL (1884) effectue la comparaison avec les larves d'Ascidies; cependant il ne possède pas assez de données sur les larves de Doliolides. Il pense à une coque molle au début, devenant rigide par la suite. A un moment donné il cite : « un gonflement et un changement en une vésicule allongée fusiforme »; il souligne la rapidité de cette opération, mais ne dit rien de ses modalités.

Nous avons quelques éléments d'information au sujet du gonflement de la coque anhiste, formée à partir du follicule. Cela est visible dans quelques développements tout à fait normaux de nos élevages, mais aussi dans certains qui ont abouti à des monstres. Ces derniers proviennent du fait que ce gonflement doit être indispensable à un certain moment de la croissance de l'embryon. Dans le développement normal de notre larve n° 5 de *Doliolum denticulatum* (Pl. 2, D), on voit que le gonflement s'est produit en un point de la sphère qui constituait la larve (ce reste de partie sphérique disparaîtra peu à peu, Pl. 1, C à F) ; on voit aussi que l'embryon lui-même est sorti de cette partie sphérique et s'est développé dans l'excroissance néoformée qui prend la forme allongée typique de cette larve. Dans le cas de *Dolioletta gegenbauri*, c'est la même chose ; mais l'excroissance devient une sphère et les cellules folliculaires forment une calotte à un pôle et se desquameront par la suite. Chez les monstres, nous avons notre larve

n° 8 de *Doliolum denticulatum* (Pl. 2, A à C) qui montre un fort développement de l'embryon sans que le gonflement se produise ; l'enveloppe est trop étroite puis, quand le gonflement se réalise, en un point précis, l'embryon peut s'étendre, mais incomplètement, insuffisamment pour que le développement arrive correctement à son terme. Notre larve n° 3 de *Dolioletta* montre aussi un gonflement incomplet qui est nuisible au bon déroulement des transformations de la larve (Fig. 2, E, F). Il faudra étudier plus profondément ce problème à l'aide d'observations, aux microscopes optique et électronique, de la région située à la frontière de l'excroissance et du follicule. Cela dépasse pour l'instant le cadre de notre travail et nous nous contentons d'exposer les faits sans en expliquer le fonctionnement. Ce phénomène de gonflement est général car il s'observe chez les trois types de larves de Doliolides. Les trois embryons se développent dans la « gelée », cité par FOL (1884), substance qui n'a jamais été étudiée non plus (on voit, Pl. 2, G et H), que l'embryon de *Dolioletta* est bien situé au centre de l'enveloppe sphérique et qu'il y est maintenu par la « gelée »).

2. Croissance des embryons.

Chez tous les Doliolides, le stade larvaire est un stade urodèle, qui a permis la classification du groupe dans les Prochordés. Cette queue chordée dégénère peu à peu quand la larve évolue vers l'oozoïde. Chez *Dolioletta*, elle n'atteint jamais un grand développement et reste rudimentaire. Chez *Doliolum*, nous observons une diminution progressive de la longueur de la queue avec l'augmentation de la taille du céphalotéron (futur oozoïde). Chez *Doliolina*, le phénomène est plus complexe car nous avons la diminution de deux structures pendant la croissance du céphalotéron. La larve ne se nourrit pas et les relations avec l'extérieur sont limitées aux échanges respiratoires. Le céphalotéron se bâtit donc aux dépens de la queue et de la vésicule intermédiaire qui sont ces deux structures en voie de disparition.

Nous avons étudié de plus près ce phénomène chez *Doliolina* au moyen de mensurations des différentes parties de larves maintenues en élevage *in vitro* (24 larves à 18 °C). Pour interpréter les résultats sans être gêné par les variations individuelles, nous avons calculé une longueur cumulative en additionnant les longueurs des trois par-

ties de l'embryon (Fig. 1), qui ne sont pas dans le prolongement les unes des autres. Nous avons ensuite fait le rapport de la longueur de chacune des parties à la longueur totale. La représentation graphique (Fig. 1) montre l'évolution du rapport (croissant au cours du temps) concernant le céphalotéron en fonction de ceux qui proviennent des mesures de la vésicule intermédiaire et de la queue (décroissants au cours de l'évolution de la larve). Toutes les larves sont utilisées dans le même graphique. Nous constatons que les points représentatifs de chacun des deux rapports décroissants (vésicule et queue) en fonction du rapport croissant se situent tous dans des domaines bien délimités, qui ne se recouvrent pas aux deux extrémités, mais se croisent. Il y a une variation assez importante d'une larve à l'autre, ce qui explique la largeur des domaines considérés. Quand la larve est jeune, le rapport du céphalotéron étant proche de 0 %, la queue est plus grande que la vésicule, presque le double en longueur. Au début de la croissance du céphalotéron, jusqu'à 40 %, queue et vésicule diminuent conjointement. Ensuite la décroissance de la vésicule ralentit, alors que celle de la queue se poursuit ; le céphalotéron est entre 40 et 75 %. Enfin la queue disparaît complètement alors que la vésicule représente encore 10 % de la longueur totale. Cette dernière constatation montre qu'en aucun cas cette larve ne passe par un stade ayant un rudiment de queue sans vésicule (1), stade qui pourrait faire confusion avec la larve de *Doliolum* qui n'a jamais de vésicule intermédiaire. Quand le céphalotéron n'a plus ni vésicule ni queue (100 %), l'éclosion se produit.

Chez *Dolioletta*, la queue, bien que rudimentaire, existe et passe par un développement maximal avant de régresser pendant que le céphalotéron augmente de taille rapidement. Pour fixer les idées sur l'influence de la température dans cette évolution, nous avons réalisé une expérience de deux élevages de 5 larves semblables à des températures très différentes. Les mensurations ont été effectuées le même jour (12 août 1965) à 11 h 30, 14 h 45 et 17 h 15. L'un des bacs est

(1) Une mauvaise fixation peut réduire cette vésicule et la rendre presque invisible alors que la queue subsiste encore. On peut ainsi trouver des représentations de cette larve sans vésicule bien visible (Fig. 10 de DELAGE et HEROUARD, 1898, T. VIII, pl. 38. Reproduction de la figure 3, Pl. 5 de ULJANIN mais après avoir rectifié le parcours du tube digestif) (Figure de KROHN, 1852).

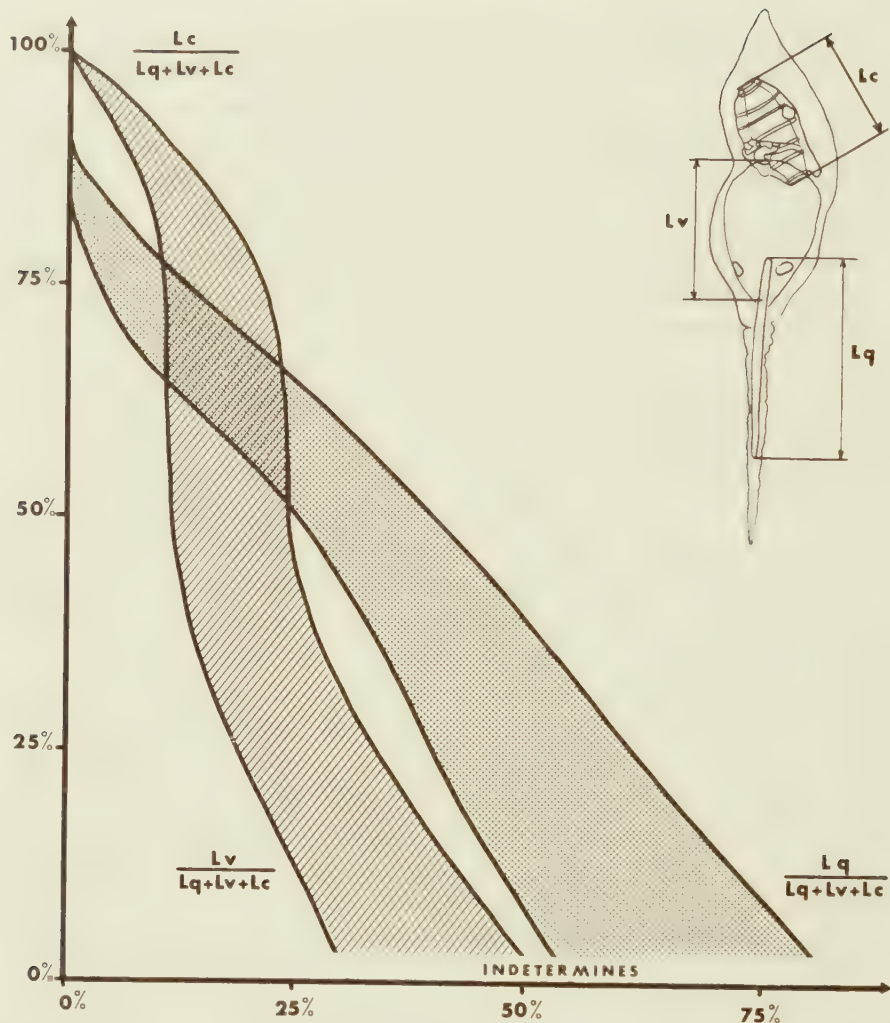


FIGURE 1

Evolution de la larve de *Doliolina mülleri*. Décroissance de la queue et de la vésicule pendant la croissance du céphalopod. Ce graphique est construit à partir de 94 mensurations des 3 longueurs de 23 larves différentes.

maintenu à 15 °C, l'autre à 26 °C. Nous constatons (Fig. 2) que la croissance du céphalopod et la dégénérescence de la queue sont tout à fait ralentis à 15 °C par rapport à ce qui se passe à 26 °C. Cette expérience préliminaire très simple, qui nous permet de mettre en évidence l'effet de la température sur le développement, devra être

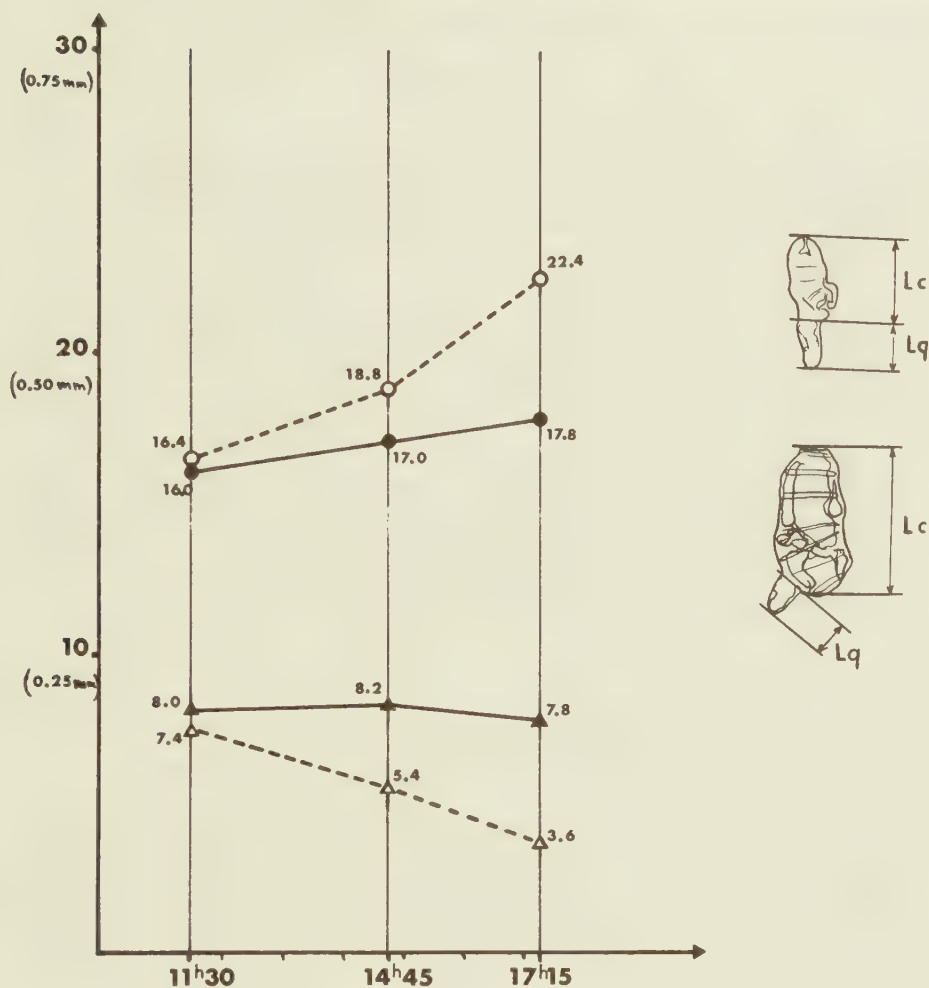


FIGURE 2

Croissance de la larve de *Doliolletta*.

- — ● Longueur du céphalopode à 15 °C.
- — ○ Longueur du céphalopode à 26 °C.
- ▲ — ▲ Longueur de la queue à 15 °C.
- △ — △ Longueur de la queue à 26 °C.

reprise en un ensemble plus complet afin d'étudier les réactions des Doliolides de tous stades aux températures différentes. Notons toutefois qu'il faudrait à 15 °C plus du double de temps pour obtenir le même résultat qu'à 25° ($Q > 2$) (si on prolonge la courbe de croissance du céphalopode, cela devient évident).

C. Conclusion

Nous connaissons maintenant, sans doute possible, les trois types de larves qui correspondent aux trois sous-genres de Doliolides présents à Villefranche. La larve de *Dolioloides* est totalement inconnue actuellement.

— La larve de *Doliolina* (*D. mülleri*) à enveloppe allongée, possédant une vésicule intermédiaire entre la queue et le céphalotéron et dont le tube digestif de l'oozoïde prend la forme en U caractéristique du sous-genre, larve autrefois élevée par ULJANIN (1884).

— La larve de *Doliolum* (s.s.), (*D. denticulatum*), également à enveloppe de forme allongée mais sans vésicule intermédiaire, bien étudiée autrefois par NEUMANN (1906) et élevée par nos soins en 1964.

— La larve de *Dolioletta* (*D. gegenbauri*) à enveloppe sphérique et queue rudimentaire dont nous avons fait l'élevage en 1968.

II. LE STADE OOZOÏDE DES DOLIOLIDES

Il peut paraître évident qu'aux trois types de larves que nous venons de voir font suite trois types correspondants d'oozoïdes. Cependant une difficulté se présente à nous pour ce stade. Si l'oozoïde de *Doliolina* est facile à distinguer grâce à son tube digestif en U, il n'en est pas de même dans les deux autres cas : les oozoïdes provenant de la larve à enveloppe sphérique (*Dolioletta gegenbauri*) et ceux qui sortent de l'enveloppe allongée (*Doliolum denticulatum*) sont à première vue tout à fait semblables. Ils possèdent tous deux un tube digestif droit disposé ventralement dans le plan sagittal, entre les bandes musculaires M 5 et M 8. La branchie est plate ; elle a 4 paires de stigmates branchiaux et s'étend de M 5, ventralement, à M 7 dorsalement. De plus, ils sont semblables à l'oozoïde attribué à *Dolioloides rarum*. GODEAUX, en 1962, admet l'existence d'espèces « cryptiques » dans la phase oozoïde, c'est-à-dire que dans chaque sous-genre on ne peut distinguer à quelle espèce appartient un oozoïde. Ne faudra-t-il pas étendre cette notion aux sous-genres eux-mêmes ? Il semble toutefois

qu'il y ait quelques légères différences entre les oozoïdes des trois sous-genres considérés.

D'après GODEAUX (1957, p. 165) on peut construire une clef de détermination.

Pour *Dolioloides*, nous ne pouvons rien vérifier, ce sous-genre étant absent à Villefranche. Pour *Doliolina*, nous ne pouvons qu'adhérer à la façon de voir de GODEAUX. Si nous considérons les jeunes oozoïdes sortis récemment des enveloppes, nous constatons chez *Dolioletta* (forme sphérique) (1) un endostyle assez court qui s'étend du muscle M 3 au muscle M 5 et un estomac en face de la bande M 6, l'anus étant en face de M 8. Chez *Doliolum* (2) l'endostyle s'étend entre M 2 et M 5 et l'estomac serait plutôt entre M 5 et M 6, l'anus en M 8. Nous voyons qu'en intervertissant les genres *Doliolum* et *Dolioletta* dans l'interprétation de GODEAUX, nous pouvons la conserver. Il nous faut cependant en marquer les limites : en effet si les différences semblent assez nettes chez les jeunes, il n'en est pas de même chez les plus âgés et on peut trouver des individus intermédiaires qu'il est difficile de classer. Les individus que nous figurons (Pl. 3, C à F) ont l'endostyle intermédiaire (entre M 2 et M 3 jusqu'à M 5, l'estomac entre M 5 et M 6) et ils peuvent être déterminés comme *Dolioletta* selon les critères que nous verrons plus loin pour les nourrices (largeurs relatives des bandes musculaires). Il en est de même sur notre figure A, Pl. 3, qui montre la dégénérescence des organes chez *Dolioletta*. Les caractères invoqués ne concernent donc que les jeunes oozoïdes. GODEAUX (1957) cite des oozoïdes de *Doliolum* (en réalité *Dolioletta*) de 1 à 2 mm avec l'endostyle étendu de M 3 à M 5, *un peu plus en arrière que pour les larves*, précise-t-il (p. 164).

Nous avons donc :

{	Anse digestive en U	— Endostyle de M2 à M5		<i>Doliolina</i>
	Tractus digestif droit			
{	dans le plan sagittal	— Endostyle de M3 à M5	— estomac en face de M6 . . .	<i>Dolioletta</i>
		(ou de M2. M3 à M5)		
		— Endostyle de M2 à M5	{ — estomac entre M5 et M6 (ou en face de M6)	<i>Doliolum</i>
			{ — estomac couché à hauteur de M7	<i>Dolioloides</i>

(1) 1 exemplaire du sud de la Sardaigne (campagne de l'Amalthée) et nombreux jeunes dans l'enveloppe à Villefranche.

(2) Plusieurs oozoïdes et deux larves allongées assez âgées provenant de la Sardaigne (Amalthée) et aussi nos individus obtenus en élevage.

Cela devra être révisé au moyen d'un grand nombre d'exemplaires d'oozoïdes ; nous proposons ce schéma avec les réserves qui s'imposent.

TABLEAU I
Oozoïdes des Doliolides.

Auteur et date	Référence des figures	Détermination de l'auteur	Position de				Détermination possible
			L'endostyle	L'estomac	L'anus	L'otocyste	
Gegenbaur (1856)	Fig. 15 Pl. XVI	aucune	M2-M5	M6	M8	x	Sans doute possible : <i>Doliolum</i>
Kefersteine et Ehlers (1861)	Pl. IX Fig. 7	1 ^{er} type	M2-M5	M6-M7	M8	M3-M4	Probablement : <i>Doliolum</i>
	Pl. X Fig. 2	2B (2 mm)	M3-M5	M6	M8	M3-M4	Probablement : <i>Dolioletta</i>
	Pl. X Fig. 4	4B (2,5 mm)	M3-M5	M6	M8	M3-M4	
Grobbe (1882)	Pl. I Fig. 3	<i>Doliolum</i>	M2-M5	M5-M6	M8	M3-M4	Effectivement : <i>Doliolum</i>
Fowler (1904)	Pl. 8 Fig. 1	<i>D. tritonis</i> <i>Dolioletta</i>	M2-M5	M5-M6	M8	vers M4	Plus proche de <i>Doliolum</i> ?
Ritter (1905)	p. 91 Fig. 27	<i>D. ehrenbergii</i> Ulf.	M2-M3-M5	M6	M8	M3-M4	?
Neumann (1906)	Pl. XXIV Fig. 4	<i>Dolioloides rarum</i>	M2-M5	M6-M7	M8	M3-M4	<i>Dolioloides rarum</i>
	Pl. XV Fig. 1	<i>Doliolum dent.</i>	M1-M2-M5	M6	M7-M8	M3-M4	<i>Doliolum denticulatum</i>
	Pl. XV Fig. 2	id.	M2-M3-M5	M6	après M8	M3-M4	<i>Dolioletta</i>
	Pl. XIV Fig. 13	id.	M2-M5	M6-M7	M8	M3-M4	<i>Dolioletta</i>
	p. 23 Fig. 4	id.	M2-M3-M5	M6	M8	M3-M4	<i>Dolioletta</i>
(1913 B)							
Fraser (1947)		<i>Dolioletta</i>	M2-M3-M5	M6	M8	Avant M4	<i>Dolioletta</i>
Godeaux (1957)	p. 207 Fig. 84	<i>Doliolum</i>	M3-M5	M6	M8	?	<i>Dolioletta</i>
(1961)	p. 207 Fig. 85	id.	M2-M3-M5	M6	M8	?	<i>Dolioletta</i>
	p. 4 Fig. 2	<i>Doliolum</i>	M3-M5	M6	M8	M3-M4	<i>Dolioletta</i>
Tavares (1967)	Pl. II Fig. E	<i>Dolioletta</i>	M2-M5	M5-M6	M8	M3-M4	?
Uljanin (1884)	Pl. 5 Fig. 1	<i>D. ehrenbergii</i> (à vési. et T.D. droit)	M2-M5	M6-M7	M9	0	Correspond aux descriptions de <i>Dolioloides rarum</i>
	Fig. 3	Indéterminé	M3-M5	M6-M7	M8	0	<i>Doliolum</i>
	Pl. 12 Fig. 8	<i>D. ehrenbergii</i>	M2-M5	M5-M6	M8	M3-M4	<i>Doliolum</i> ?

De nombreux auteurs ont trouvé et figuré des oozoïdes. Les déterminations sont variées et nous pouvons passer en revue ces travaux en nous attachant plus particulièrement aux caractères que nous venons d'utiliser. Le tableau I rassemble tous les résultats bibliographiques. On constate que malgré quelques variations légères les données des auteurs concordent en général avec notre interprétation.

L'évolution de l'oozoïde se poursuit vers la « nourrice » par la dégénérescence des organes internes et l'élargissement des bandes musculaires. La branchie disparaît d'abord ; puis l'endostyle et enfin le tractus digestif dégénère à leur tour. Cette évolution a pu être observée dans notre matériel chez *Dolioletta* (Pl. 3, A). L'individu poursuit sa croissance en même temps. Cette dégénérescence est visible également dans la documentation de GROBBEN (1882, Fig. 3, 4 et 5 pour *Dolioletta*, Fig. 16, 17 et 18 pour *Doliolina*).

Conclusion.

Pour le stade oozoïde des Doliolides, nous avons constaté les grandes difficultés qui proviennent de la similitude presque parfaite entre les individus produits par des larves très différentes. Cela explique en partie les confusions fréquentes dans les descriptions des larves elles-mêmes. Nous avons repris les caractères qui pourraient, peut-être, permettre la distinction entre les sous-genres *Doliolum* et *Dolioletta*, mais nous en avons montré les limites et devons encore admettre une méconnaissance de ces stades difficiles à étudier en raison de la relative rareté de certains de ces oozoïdes. Seul celui de *Doliolina* est parfaitement connu. Nous avons pu voir l'évolution vers le stade suivant avec la dégénérescence successive des organes internes.

III. LE STADE « NOURRICE » DES DOLIOLIDES

Le stade « Nourrice » correspond à l'oozoïde âgé dont l'appendice dorsal porte ou a porté les bourgeons, puis les individus des différentes générations. Ce stade du développement, admis par tous les auteurs, a cependant été assez mal décrit en raison des grandes difficultés présentées par l'observation d'individus totalement dépourvus des organes généralement utilisés en systématique : endostyle, branchie, tube digestif. Souvent la détermination manque (THOMPSON, 1948) ; celles qui sont fournies par les auteurs ne sont jamais sûres et ceux qui donnent leurs raisons d'attribuer tel ou tel type d'individus à une espèce plutôt qu'à une autre le font avec une grande prudence et en regrettant de n'avoir pas de certitude plus grande. Ainsi RITTER

(1905), qui attribue les grands individus (125 mm) à *Doliolum gegenbauri* uniquement parce que les phorozoïdes et les gonozoïdes de cette espèce sont de grande taille, souligne la fragilité de cette argumentation.

Les descriptions des anciens auteurs ne peuvent être d'aucun secours car elles sont beaucoup trop imprécises (KROHN., 1852 ; GEGENBAUR, 1854 et 1856 ; KEFERSTEIN et EHLERS, 1860 ; ULJANIN, 1884 ; HERDMANN, 1888 ; RITTER, 1905). GROBBEN en 1882 effectue un travail remarquable : il est le premier à décrire de façon parfaite le stade Nourrice des différentes espèces ; il a manifestement vu tous les stades actuellement connus, mais les attribue à deux espèces seulement. Les dessins de GROBBEN sont remarquables de précision et d'exactitude ; nous les utiliserons dans notre discussion un peu plus loin. C'est, à vrai dire, la seule documentation iconographique complète existant sur le stade nourrice ; les auteurs successifs n'ont jamais figuré ni décrit toutes les formes de nourrice pour préciser ce travail excellent de GROBBEN (1882).

A. Les trois types de nourrices

Les spécialistes sont unanimes pour la description de trois types de « Nourrices » ; ces trois types correspondent aux trois sous-genres de GARSTANG : *Doliolina*, *Dolioletta* et *Doliolum*. La nourrice du sous-genre *Dolioloides* est donc inconnue ou semblable à l'un des trois types connus.

A GARSTANG (1933) revient le mérite d'une étude détaillée des problèmes posés par les nourrices dans un esprit nouveau. Au lieu de chercher à déterminer des nourrices trouvées çà et là, GARSTANG se propose d'étudier principalement les caractères propres à chaque type de nourrice, en les comparant les unes aux autres. Ensuite, seulement lorsque les différents types sont bien caractérisés, se pose le problème de la détermination. Cela se fera, d'une part grâce aux informations déjà fournies par les auteurs, ce que fait aussitôt GARSTANG, et d'autre part, peu à peu, en mettant en évidence les liens de parenté de chaque type avec les autres stades qui sont bien déterminés, ce que nous amorcerons plus loin. GARSTANG fournit une méthode de classification basée sur la largeur des bandes musculaires et également une termi-

nologie complexe, qui a été reprise par les spécialistes depuis sa mise en place.

La terminologie proposée par GARSTANG considère plusieurs points : son attention se porte en premier lieu sur le rapport entre la largeur des bandes musculaires et la largeur des espaces intermusculaires. Trois possibilités se présentent :

- les bandes musculaires sont plus étroites que la moitié de l'espace intermusculaire, c'est la condition *sténomyonique* (cas de tous les oozoïdes jeunes);
- les bandes musculaires sont plus larges que la moitié de l'espace intermusculaire, c'est la condition *eurymyonique*;
- les bandes musculaires M2 à M8 forment une cuirasse continue, sans espace entre les bandes musculaires, c'est la condition *holomyonique*.

En second lieu, sont comparées les largeurs des différents muscles. L'un des muscles est plus large que les autres; si celui-ci est situé au milieu du corps (M4 ou M5) c'est la condition *mésazonale*, s'il est situé dans la région antérieure (M3 ou M4) c'est la condition *prozonale*. Ces deux caractères ne sont généralement pas repris par les auteurs postérieurs à GARSTANG en raison de la précision insuffisante de ces termes. GARSTANG le fait d'ailleurs remarquer et introduit alors la notion plus quantitative de *myoplane* parmi les individus qu'il qualifie d'*amphiclinales*, c'est-à-dire qui possèdent des gradients de largeur de bande musculaire de part et d'autre de la bande la plus large. Ce « myoplane » désigne donc le plan de symétrie de part et d'autre duquel les largeurs de bandes musculaires décroissent en allant vers les siphons. Ce terme est alors suivi de l'indication numérique du muscle ou de l'espace intermusculaire considéré.

Nous allons étudier, en plus des données de GARSTANG (1933), celles de FRASER (1947), de SEWELL (1953), de BARY (1960), de GODEAUX (1962), de TAVARES (1967), ce qui représente du matériel atlantique, pacifique et indien et nous y ajouterons les nôtres, qui proviennent de la Méditerranée.

1. Premier type de nourrice.

Il existe un premier type de nourrice : c'est celui où se trouve la plus grande gamme de taille ; les tailles extrêmes observées sont de 1,5 mm et 38 mm.

Le caractère principal est la plus grande largeur des muscles M 3 et M 4 ou si on préfère la terminologie de GARSTANG, c'est une nourrice eurymyonique, amphicline, prozonale, myoplane 3 1/2 - 3.

Ce type de nourrice a été figuré par GROBBEN (1882) sous le nom de *Doliolum denticulatum* (Taf. I, Fig. 4 et 5), puis par FRASER (1947),

THOMPSON (1948), BARY (1960) Fig. 8, GODEAUX (1962) Fig. 3 et enfin par TAVARES (1967) Fig. F, Pl. II.

Il est commode, en plus des figures, d'utiliser des mensurations de largeur de bandes musculaires et d'étudier la proportion entre la largeur de chaque muscle et le total des largeurs de toutes les bandes musculaires (en %). Ce travail a été préconisé par GARSTANG (1933), puis effectué par SEWELL (1953), BARY (1960) et TAVARES (1967). Nous rappelons les résultats de ces auteurs et les complétons au moyen des nôtres, qui couvrent la totalité de la gamme des tailles observées chez cette sorte de nourrice et qui sont les premiers pour la Méditerranée.

Pour nos résultats, les erreurs de mesure ne permettent pas d'accorder confiance à une variation inférieure à ± 1 pour les pourcentages calculés dans les conditions les plus défavorables (Fig. 3).

Nous constatons que les résultats obtenus avec des individus pêchés en des lieux bien différents sont tout à fait comparables. Si nous admettons pour tous les résultats une même marge de confiance que pour les nôtres, nous voyons que les domaines possibles se chevauchent tous autour de la valeur 18 % pour le muscle M 4 et entre les valeurs 17,2 et 18,2 pour le muscle M 3 (en exceptant les individus atlantiques de GARSTANG); 15,6 et 16 % pour M 5 et entre 13,9 et 14,2 % pour M 6. Le caractère de plus grande largeur des bandes M 3 et M 4 est significatif et peut être retenu.

2. Deuxième type de nourrice.

Celui-là a également fait l'objet de mesures de largeurs de bandes musculaires. Celles-ci restent séparées même chez les plus âgées qui n'atteignent jamais une grande taille (inférieure à 10 mm) (Pl. 3, G). GROBBEN (1882) a très bien figuré l'évolution de cette nourrice (Taf. III, Fig. 16, 17 et 18). C'est la seule représentation valable de cette forme de nourrice. Les auteurs sont unanimes pour lui reconnaître la plus grande largeur des bandes musculaires M 4 et M 5 ; la nourrice est eurymyonique, amphicline, mésozonale et myoplane 4 1/2 selon GARSTANG (1933). Nous n'avons que les données numériques de ce dernier, les mesures effectuées sur les figures de GROBBEN et nos propres mesures, pour caractériser avec précision ce deuxième type de nourrice.

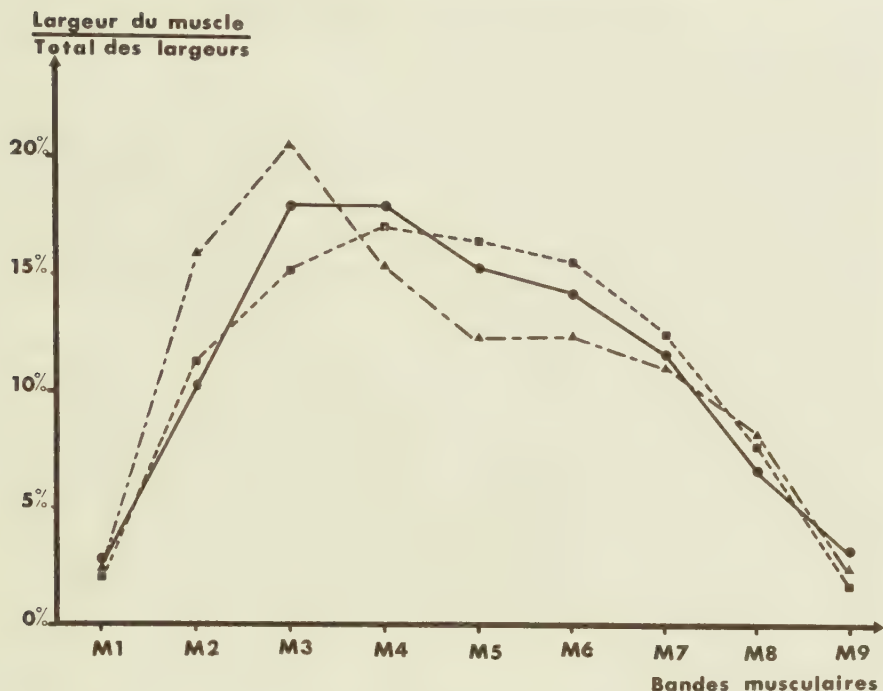


FIGURE 3

Proportions des largeurs des différentes bandes musculaires chez les nourrices.

▲ — — — ▲ *Doliolum*● — — — ● *Dolioletta*■ — — — ■ *Doliolina*

Nous constatons que les moyennes concordent parfaitement et que les muscles les plus larges sont M 4 et M 5, avec une très légère prédominance de M 4. Cependant dans nos résultats, et sans doute dans ceux de GARSTANG, la différence entre M 4 et M 5 n'est pas significative. Les données de notre tableau ne sont que des moyennes, aussi, si nous considérons les valeurs individuelles, nous trouvons chez les individus de GARSTANG comme chez les nôtres, dans certains cas, des valeurs strictement identiques pour les bandes musculaires M 3, M 4, M 5 et M 6 ; les différences observées entre M 3 et M 4 ou M 5, d'une part, et entre M 6 et M 4 ou M 5, d'autre part, quand elle existent, sont généralement faibles. Il nous paraît donc plus juste de caractériser ce type de nourrice par le fait que les bandes les plus larges sont M 3 à M 6 avec légère prédominance de M 4 et M 5. Ceci est bien différent du premier type que nous avons considéré où les deux bandes les plus larges étaient M 3 et M 4.

3. Troisième type de nourrice.

Le troisième type de nourrice est aussi de taille plus réduite que le premier type (inférieure à 100 mm). Il est caractérisé par la fusion des bandes musculaires les unes avec les autres et les auteurs parlent de « cuirasse continue » (GODEAUX, 1957 et 1962) ou de « manchon musculaire » (TREGOUBOFF et ROSE, 1957) ; ces nourrices sont holomyoniques selon GARSTANG (1933).

Là encore, la seule figure connue pour ce stade est celle de GROBBEN (1882) (Taf. II, Fig. 7). TREGOUBOFF (1965) présente une photographie d'une nourrice holomyonique malheureusement très abîmée (on n'y distingue ni ganglion ni statocyste) ; c'est la seule que cet auteur ait rencontrée à Villefranche (il signale qu'il ne l'avait encore jamais trouvée). Il ne nous semble pas qu'elle soit aussi rare, car nous en avons récolté, à Villefranche même, une dizaine d'exemplaires depuis 1963 et près de la Sardaigne, 9 autres. Dans nos individus photographiés (Pl. 4, A et B), il nous faut signaler la présence, chez deux spécimens particulièrement bien conservés, de structures allongées réparties régulièrement, alignées parallèlement à l'axe du corps. Elle font penser à des organes lumineux comme on en trouve chez les Cyclosalpes (oozoïde de *Cyclosalpa pinnata* par exemple). Rien ne nous permet actuellement d'en affirmer la nature.

Comme dans ce type de nourrice les muscles ne sont plus distincts les uns des autres, les largeurs respectives de ces bandes musculaires n'ont jamais été mesurées. La détermination de la « prénourrice », qui n'est pas encore holomyonique, n'est donc pas possible. Nous avons pu réaliser des mesures valables sur deux individus très bien conservés ; ainsi que sur la figure 7 de GROBBEN où les muscles M 1, M 5, M 6, M 7, M 8 et M 9 sont parfaitement mesurables, le muscle M 4 peut être valablement délimité en avant par la partie postérieure du statocyste, ce qui nous laisse une certitude pour les muscles M 2 et M 3, dont nous ne pouvons avoir que la largeur totale $M 2 + M 3$. Nous constatons que nous pouvons fixer une limite arbitraire entre M 2 et M 3 telle que nous ayons les mêmes proportions que pour nos individus et ainsi nous obtenons des valeurs tout à fait cohérentes. La bande musculaire M 3 est nettement plus large que les autres. Si donc nous trouvons des

prénourrices ayant cette bande M 3 plus large que les autres, nous pourrions la considérer comme appartenant au troisième type car, dans les deux autres types, les proportions étaient tout à fait constantes, quel que soit l'âge de l'individu considéré ; il nous semble qu'il doit en être de même pour ce dernier type. Aucun des individus au stade « prénourrice » que nous ayons mesuré ne présentait ce caractère, ce qui paraît absolument normal, compte tenu de la rareté de ce matériel (une vingtaine de nourrices âgées en 5 ans de pêche) et du faible nombre de mensurations effectuées. GARSTANG (1933) n'aborde pas ce sujet par manque de matériel (2 jeunes oozoïdes seulement).

Nous venons d'étudier les trois types de nourrice et il ne nous a pas semblé utile de porter la discussion sur la présence ou l'absence du statocyste comme l'a fait GARSTANG. Ce caractère ne nous paraît pas valable car le statocyste est très superficiel dans certains cas (Pl. 3, E et F) et des individus pêchés avec les méthodes classiques peuvent l'avoir perdu ; il disparaît même chez des nourrices encore vivantes.

B. Déterminations et filiations des nourrices avec d'autres individus connus

Nous n'avons donné de nom de genre ni d'espèce à aucun des trois types décrits pour garder à cette étude l'esprit que lui a donné GARSTANG, dans le but de bien différencier les formes en dehors de toute préoccupation systématique. Il nous faut maintenant aborder cette question.

La détermination par la filiation avec les jeunes oozoïdes n'est possible que pour le sous-genre *Doliolina* dont l'oozoïde est facile à reconnaître ; pour les autres espèces, cryptiques au niveau de l'oozoïde, cela n'est plus réalisable et seule sera proposée une filiation avec les premiers individus déterminables produits par bourgeonnement sur les appendices des nourrices, les phorozoïdes. Cette méthode est déjà préconisée par FOWLER (1905) qui, en donnant les caractères distinctifs des oozoïdes de quelques espèces, regrette que leur appendice dorsal ne porte pas de phorozoïde suffisamment développé pour permettre la détermination.

Nous pouvons déjà affirmer, grâce à la filiation avec les jeunes oozoïdes, que les nourrices du deuxième type appartiennent au sous-genre *Doliolina* et à l'espèce *Doliolina mülleri* dans notre matériel (Pl. 3, B). Cette détermination concorde parfaitement avec le travail de GROBBEN (1882), qui a également observé cette filiation ; les auteurs sont unanimes pour attribuer ce deuxième type de nourrice au sous-genre *Doliolina*. La deuxième démarche nous a été possible pour la nourrice de grande taille (jusqu'à 4 cm) du premier type : en effet nous avons pu conserver en élevage un fragment d'appendice dorsal de cette espèce jusqu'à ce que les jeunes phorozoïdes soient assez développés pour être déterminables comme phorozoïdes de *Dolioletta gegenbauri* (Pl. 4, E et F).

Les auteurs anciens n'ont pas toujours fourni cette détermination : en effet GROBBEN nommait les nourrices des figures 3, 4 et 5 : *Doliolum denticulatum* en pensant que l'évolution de l'animal le portait vers la condition holomyonique (Fig. 7). Il ne connaissait pas encore en 1882, l'espèce *Doliolum gegenbauri* qui a été établie en 1884 par ULJANIN (1) et cependant sa détermination est reprise par BARROIS qui, en 1885, précise que la « grande nourrice de Villefranche est celle de *D. denticulatum* ». NEUMANN (1906 et 1913) indique que la première grande nourrice a été vue par GEGENBAUR (1854) à Messine ; il explique ensuite les déterminations des autres auteurs (KOWALEWSKI, ULJANIN, BARROIS, KOROTNEFF à Villefranche et CHUN à Capri) et attribue cette nourrice à *D. gegenbauri*, détermination que nous venons de confirmer ; RITTER (1905) avait raison quand il pensait que la nourrice de grande taille devait appartenir à l'espèce dont le phorozoïde atteint la plus grande taille. (*Doliolum tritonis* qui est classée dans les *Dolioletta*). Un exemplaire tout à fait remarquable de cette nourrice âgée du premier type existe dans la collection de la station Zoologique de Villefranche ; il porte un appendice de près de 15 cm de long où les gastrozoïdes sont parfaitement développés (malheureusement mal conservés). Pêché en surface le 10 février 1934 par TRÉGOUBOFF, cet individu aurait sans doute pu permettre la détermination de l'espèce aussi bien que le nôtre, mais il semble que cela n'ait pas été possible car il n'y a aucune trace de phorozoïde développé et la détermination de ce spécimen a été erronée, car il est catalogué comme *Doliolum mülleri*.

Pour le troisième type de nourrice, nous n'avons pu réaliser aucune des deux démarches possibles ; aussi, nous ne pouvons que l'attribuer, procédant ainsi par élimination, au troisième sous-genre présent à Villefranche : le sous-genre *Doliolum sensu stricto* avec l'espèce *Doliolum denticulatum*. (Nous verrons plus loin les raisons

(1) ULJANIN a décrit cette espèce à partir du gonozoïde, il continuait alors à nommer « la grande nourrice de Villefranche » : *Doliolum ehrenbergii*.

pour lesquelles l'espèce *Doliolum nationalis*, n'effectuant pas un cycle normal, doit être éliminée de cette discussion au sujet des nourrices).

C. Conclusion

Nous avons trois types de nourrices ; chacun peut être attribué à un sous-genre : les deux premiers avec certitude, car leur filiation avec des stades bien connus a été établie, le dernier par déduction en se basant sur l'absence du sous-genre *Dolioloides* dans nos eaux.

Dolioletta : nourrice caractérisée par la plus grande largeur des bandes musculaires M 3 et M 4 avec peut-être légère prédominance de M 3, elle peut atteindre une grande taille (jusqu'à 4 cm de longueur totale du corps sans l'appendice dorsal qui peut lui-même dépasser 15 centimètres). Elle est eurymyonique, amplicline, prozonale, myoplane 3 1/2 - 3, selon GARSTANG. Le statocyste est souvent absent.

Doliolina : nourrice caractérisée par la plus grande largeur des quatre bandes musculaires M 3, M 4, M 5 et M 6 avec prédominance de M 4 et M 5, elle ne dépasse pas 10 mm, elle est eurymyonique, amplicline, mésozonale, myoplane 4 1/2 selon GARSTANG. Le statocyste est souvent absent.

Doliolum (s.s.) : nourrice âgée caractérisée par la fusion des bandes musculaires en un manchon continu présentant des irisations dues aux fibres musculaires, elle est holomyonique selon GARSTANG et ne dépasse pas 10 mm. Le statocyste est toujours présent. A l'état de prénourrice, c'est-à-dire quand les viscères ont disparu ou sont en voie de disparition et quand les bandes musculaires sont encore séparées (elle est alors eurymyonique), on devrait observer une bande musculaire M 3 nettement plus large que les autres. Il convient cependant de noter le caractère encore hypothétique de cette dernière proposition.

IV. LE BOURGEONNEMENT DE LA NOURRICE

Le cycle se poursuit avec le bourgeonnement du stolon et le déplacement des bourgeons vers l'appendice dorsal où s'effectuent la fixation et la croissance des individus des différents stades de blastozoïdes.

La description du stolon ainsi que celle de la migration des bourgeons ont attiré l'attention des auteurs anciens : GROBBEN (1882), ULJANIN (1884), BARROIS (1885), KOROTNEFF (1904), NEUMANN (1906 et 1935). GROBBEN montre le stolon de *Doliolum* (s.s.) sans phorocytes (ou cellules porteuses); ULJANIN (1884) donne toute une documentation sur le stolon, les bourgeons et leurs phorocytes, la fixation des bourgeons sur l'appendice (remarquer la similitude parfaite entre les dessins d'ULJANIN (Pl. 9, Fig. 9-10 et 11) et nos photos prises chez *D. mülleri* également); il montre sur une nourrice la migration des bourgeons (Pl. 9, Fig. 6); KOROTNEFF (1904, Pl. 19, Fig. 9 et 10) dessine le stolon de *Doliolum denticulatum* (selon lui); il indique les phorocytes ainsi que les cellules qui les produisent. Le dessin de BARROIS (1885) montrant la migration des bourgeons, repris par d'autres auteurs (NEUMANN, 1913; BERRIL, 1950; ...) et la figuration de NEUMANN (1906, p. 140, Fig. 7 et 1935, p. 42, Fig. 25) très semblable à celle de BARROIS, ainsi que sa planche XVI de 1906 constituent la principale documentation sur ce sujet.

Ces études nécessitent un travail d'histologie que nous n'avons pas amorcé, d'une part, parce que ces questions semblent traitées de façon détaillée et satisfaisante, d'autre part, car elles auraient exigé la mise en œuvre de techniques spécialisées qui débordent du cadre de nos préoccupations actuelles. Nous avons seulement observé la présence du stolon dans les nourrices (Pl. 4, C et D) et le début de la migration des bourgeons. On ne voit pas sans préparation spéciale (coloration) les phorocytes; il semble que la migration soit rapide. Cependant ces observations, trop fragmentaires, devront être développées et renouvelées; la possibilité d'artefact n'est pas exclue dans ce que nous venons de signaler et nous nous contentons de poser le problème.

La disposition des bourgeons sur l'appendice dorsal de la nourrice de *Doliolletta* (de grande taille) telle que nous l'avons observée nous paraît tout à fait conforme à celle qui est montrée par NEUMANN (1906) (Pl. XVIII).

Une légère critique pourrait être faite à NEUMANN au sujet de son dessin : les couleurs différentes attribuées aux bourgeons selon leur destination, gastrozoïde ou phorozoïde ou même gonozoïde, rendent très claire sa description mais peuvent

paraître arbitraires et plus conformes à la pensée de l'auteur qu'à la réalité. NEUMANN précise que la nourrice de grande taille est le matériel classique de description du cycle des Doliolides (1906, p. 218). Cela explique sans doute que l'on ait généralisé ce schéma à tous les Doliolides.

V. LE STADE GASTROZOÏDE

Les premiers individus formés par les bourgeons latéraux sont communément appelés gastrozoïdes, car on leur attribue un rôle nourricier dans la colonie formée à partir de l'oozoïde âgée, improprement nommé nourrice. KOROTNEFF (1904 a) emploie la terme de « Respirationstier » et, dans sa note en français (1904 b), il parle de « formes latérales ». FOWLER (1905) les nomme trophozoïdes. Une documentation assez abondante existe au sujet de ces individus de forme aberrante, mais, en raison des difficultés d'interprétation et des grandes confusions qui ressortent de cette documentation, nous allons commencer par l'étude du matériel vivant récolté à Villefranche, puis nous confronterons ces résultats à ceux des auteurs ayant décrit des gastrozoïdes.

En premier lieu, nous n'avons aucune observation sur le genre *Doliolum* (*sensu stricto*) dont la nourrice holomyonique est rare. Chez les exemplaires en notre possession, l'appendice dorsal est petit et possède un petit nombre de bourgeons et ceux-ci n'ont pas une répartition en triangle aussi nette que *Dolioletta* (Pl. 5, C). Dans ces conditions, il est difficile de prévoir une évolution ultérieure de cet appendice semblable à celle de l'appendice de la grande nourrice de *Dolioletta*. Aucun auteur n'a jamais fait d'observation chez *Doliolum* (*s.s.*) car les individus déterminés comme *Doliolum denticulatum* le sont par erreur et appartiennent au genre *Dolioletta*. Il faut donc admettre également que nous n'avons, pour le moment, aucun renseignement sur le gastrozoïde de ce genre à notre disposition.

Chez *Dolioletta*, nous avons pu observer et conserver en élevage plusieurs jours deux fragments d'appendice dorsal. Chacun mesurait quelques centimètres ; ils portaient des gastrozoïdes en parfait état (Pl. 6, E et F), le long d'un sillon longitudinal se situaient des bourgeons et des jeunes phorozoïdes en développement. Les gastrozoïdes

sont attachés à l'appendice de façon très ténue et un grand nombre de ces individus s'est libéré au cours des observations et des photographies. Leur répartition sur l'appendice est tout à fait régulière ; ils sont opposés de part et d'autre de l'appendice, avec un léger décalage d'un côté par rapport à l'autre, sans cependant atteindre la disposition franchement alternée qu'on peut observer dans le dessin de GEGENBAUR (1854 et 1856), la répartition des futurs phorozoïdes est moins régulière. Les gastrozoïdes ont un pédoncule assez complexe permettant une torsion et leur base est entourée d'une expansion de la tunique appliquée sur l'appendice.

Cette expansion a une forme bien déterminée et possède une partie arrondie qui appartient au pédoncule lui-même, analogue à l'expansion dessinée par GEGENBAUR et une partie foliacée en deux lobes en substance tunicale. FOWLER décrit également deux lobes à une expansion de la tunique sur la base du pédoncule. Ces structures de la tunique sont très transparentes et très difficiles à observer et à photographier. Aucun autre auteur que GEGENBAUR (1) ne propose de description ou de figuration complète de cette colonie bien que certains en aient eu à leur disposition. La discussion devra donc porter sur les individus, gastrozoïdes, plutôt que sur la colonie.

Chez *Doliolina*, ici *Doliolina mülleri*, nous avons obtenu en élevage le début du développement de la colonie. Malheureusement nous n'avons pas pu conserver longtemps ces spécimens vivants et nous pouvons étudier seulement des gastrozoïdes jeunes. Comme le signale GODEAUX (1957, p. 238), chez *Doliolum mülleri*, les premiers gastrozoïdes commencent à se développer alors que la nourrice n'a pas perdu tous ses viscères. Les bourgeons semblent se fixer alternativement d'un côté puis de l'autre de l'appendice, ce qui doit mener à une disposition alternée semblable à celle dessinée par GEGENBAUR (1856). Cela ne permet pas de penser que cet auteur ait pu décrire une colonie de *doliolina*, car les branchies des phorozoïdes, très fortement inclinées dans le dessin de GEGENBAUR, ne peuvent être celles, plates et perpendiculaires à l'axe du corps, de *Doliolina*. La fragilité de fixation des gastrozoïdes est extrême et l'établissement d'une colonie de grande

(1) La représentation d'un appendice portant gastrozoïdes et phorozoïdes proposée par DELAGE et HÉROUARD (1898) dans le traité de Zoologie concrète est un schéma d'interprétation et non un dessin d'observation.

TABLEAU II
Gastrozoïdes des Doliolides.

Auteur date	Référence	Nombre de stigmates branchiaux	Forme du tube digestif	Expansion du pédoncule	Autres appendices	Détermination proposée
Gegenbaur (1856)	Pl. XV Fig. 10	13		arrondie	1	Dolioletta (?)
Keferstein et Ehlers (1861)	Fig. 10 Pl. X	10		0	1	Dolioletta (jeune)
	Fig. 8 Pl. X	13		gros pédoncule arrondi	2	Dolioletta
Fol (1876)	Taf. VII Fig. 2	10		0	0	?
Grobben (1882)	Pl. II Fig. 8	12 ou 13		0 gros pédoncule	5 paires	Dolioletta
	Pl. II Fig. 9	8 ou 9		0 fin pédoncule	3	Doliolina
Uljanin (1884)	Pl. II Fig. 7	15		0	0	Dolioletta
	Pl. II Fig. 9	21		1 aliforme arrondie	0	Dolioletta
Fowler (1904)	Troph. A Pl. 8 Fig. 2-3	15		2 arrondies	0	Dolioletta
	Troph. B Pl. 8 Fig. 4	11		0	0	Doliolina
Korotneff (1904 b)	Pl. 19 Fig. 1	41		gros pédoncule	0	Dolioletta
Ritter (1905)	Fig. 26	23		arrondie	1 ?	Dolioletta
Nos individus	Dolioletta Pl. 6-C, D.	27-28		2 aigües (tunique) 1 arrondie du pédoncule	0	Dolioletta
	Doliolina Pl. 6-A, B.	6-7		0	0	Doliolina

taille nous paraît douteux chez *Doliolina*. Nos gastrozoïdes jeunes ne possèdent aucune expansion de la tunique autour du pédoncule ; ils ont tous les organes typiques des gastrozoïdes et une forme comparable à celle des grands individus de *Dolioletta*.

Pour simplifier les comparaisons entre les différentes sortes d'individus, il est possible de construire un tableau où sont indiqués à propos de chaque spécimen décrit les caractères distinctifs des gastrozoïdes : nombre de stigmates branchiaux, forme du tube digestif, etc... Les descriptions originales dont nous nous servons sont celles de : GEGENBAUR (1856), Pl. XV, Fig. 10 ; KEFERSTEIN et EHLERS (1860), Pl. X, Fig. 8, 9 et 10 ; GROBBEN (1882), Fig. 8, 9, 19 et 20 ; dont les figures sont reprises maintes fois par la suite (BORGERT (1894), NEUMANN (1913 et 1935), BERRILL (1950)), KOROTNEFF (1904 a), Fig. 2, p. 64 et (1904 b), Pl. 19, Fig. 1 ; FOWLER (1905), Pl. 8, Fig. 2, 3 et 4 ; et RITTER (1905), Fig. 26, p. 89 (Tableau II).

En examinant de près ce tableau nous constatons que, malgré les différences inévitables du fait des âges différents des individus étudiés, deux sortes de gastrozoïdes peuvent être distingués. Chacune des formes peut être rapprochée de l'un ou l'autre de nos individus provenant de *Dolioletta* et de *Doliolina* (Pl. 6, A à D et Pl. 1, G et H, Pl. 2, F et G d'un second mémoire à paraître dans le tome 112 des *Arch. Zool. exp. gén.*).

— Les gastrozoïdes de *Dolioletta* sont d'assez grande taille, possèdent un grand nombre de stigmates branchiaux (supérieur à 10 et jusqu'à 40), ont un pédoncule assez massif présentant des expansions de la tunique et principalement un tube digestif en U dont l'anus est situé plus dorsalement que l'entrée de l'œsophage (ou au moins au même niveau chez les jeunes).

— Les gastrozoïdes de *Doliolina* sont de petite taille, possèdent un faible nombre de stigmates branchiaux (6 à 12), ont un pédoncule long, grêle et sans aucune expansion, le tube digestif en U a l'anus nettement plus ventral que l'entrée de l'œsophage.

Il nous reste à voir s'il n'y a pas de contradiction entre les déterminations fournies par les auteurs et celles que nous envisageons.

GEGENBAUR (1856) ne cite qu'une forme de gastrozoïde qui, bien que nommée *Doliolum troschelii* (espèce abandonnée maintenant), puis attribuée à *Doliolum denticulatum* par BORGERT (1894), peut appartenir au sous-genre *Dolioletta* sans

contradiction flagrante avec la position de GEGENBAUR. KEFERSTEIN et EHLERS (1860) donnent deux dessins d'individus d'âges différents appartenant à la même espèce, ils ne le nomment pas (génération C1). Ces individus coïncident avec la forme *Dolioletta*, le plus jeune possède un petit nombre de stigmates branchiaux (10) et son tube digestif a l'anus au même niveau que l'extrémité antérieure de l'œsophage. GROBBEN (1882) montre les deux formes; il attribue la première à *Doliolum denticulatum* (les espèces de *Dolioletta* sont postérieures à cette date comme nous l'avons déjà vu à propos des nourrices) et elle peut être nommée *Dolioletta* car les caractères concordent bien. La deuxième forme est nommée par GROBBEN *Doliolum mülleri* et nous ne pouvons que noter l'exactitude de cette interprétation. ULJANIN dessine deux exemplaires de gastrozoïdes (Pl. 11, Fig. 7 et 9) il en attribue un à *D. ehrenbergii* en précisant que c'est bien « la grande nourrice de Villefranche » donc *Dolioletta*, il détermine l'autre comme *D. mülleri* bien qu'il semble être une forme plus âgée que le premier individu. KOROTNEFF (1904) publie son remarquable dessin à propos de la *Dolchinia*, genre qu'il a créé lui-même en 1891 à partir d'une colonie de grande taille. Ce genre *Dolchinia* a été mis en synonymie avec *Doliolum chuni* Neumann par FÉDÈLE en 1923 et cette dernière espèce fait partie du sous-genre *Dolioletta*. Les caractères de cet individu sont bien marqués et sont concordants avec cette détermination. FOWLER (1905) étudie deux formes : le trophozoïde A appartenant selon lui à *Doliolum tritonis* c'est-à-dire au sous-genre *Dolioletta* et le trophozoïde B qui possède les caractères de *Doliolina* et qui n'est pas nommé par l'auteur. RITTER (1905) figure le gastrozoïde de *Doliolum tritonis*, c'est-à-dire de *Dolioletta* de façon conforme avec ce que nous avons vu.

Enfin nos individus (Pl. 6, A à D) dont nous connaissons avec certitude l'appartenance aux sous-genres *Doliolina* et *Dolioletta* possèdent sans doute possible les caractères que nous avons énoncé pour ces deux sous-genres.

En conclusion nous possédons seulement deux types de gastrozoïdes qui peuvent être attribués à deux des trois sous-genres présents à Villefranche :

— le gastrozoïde de *Dolioletta* de grande taille (4 mm dans sa plus grande dimension) ayant un grand nombre de stigmates branchiaux (de 4 à 40), caractérisé par des expansions au niveau du pédoncule et un tube digestif en U dont l'anus est plus dorsal que l'entrée de l'œsophage (ou au même niveau chez les jeunes).

— Le gastrozoïde de *Doliolina* plus petit, ayant peu de stigmates, caractérisé par un pédoncule grêle et un tube digestif en U dont l'anus est plus ventral que l'entrée de l'œsophage.

— Le gastrozoïde de *Doliolum* (s.s.) est actuellement inconnu ainsi que celui de *Dolioloides*. Il semble que la notion d'espèce cryptique admise pour l'oozoïde soit également nécessaire pour le stade gastrozoïde. Au sujet de la colonie formée par l'appendice dorsal de la nourrice et composée des gastrozoïdes et des jeunes phorozoïdes se

pose le problème de la validité de sa généralisation à toutes les espèces de Doliolides. Ce stade n'a réellement été trouvé que chez *Dolioletta* (il existe aussi, semble-t-il, chez *Anchinia*). L'existence d'une colonie chez *Doliolina* semble douteuse et nous n'aurions là qu'une succession d'individus se développant, se séparant en laissant la place au suivant, le facteur temps jouant le rôle que joue le facteur espace chez *Dolioletta* où la colonie est permanente.

PLANCHE 1

- A et B. — Deux stades du développement de la larve de *Doliolina mülleri*. Longueur totale = env. 1,2 mm.
 C, D, E et F. — Mouvements de nage chez la larve de *Doliolum denticulatum* à deux stades du développement (larve N° 5), le 1/4/65 (C et D), le 3/4/65 (E et F), la queue reste rigide, l'articulation se produit à la base de la queue.

PLANCHE 2

- A, B et C. — Développement anormal de la larve N° 8 de *Doliolum denticulatum*. Le 13/4/65 (A), le 14/4/65 (B) et le 16/4/65 (C).
 D. — Larve N° 5 de *Doliolum denticulatum* (le 1/4/65).
 E et F. — Développement anormal de la larve N° 3 de *Dolioletta gegenbauri* le 30/4/68 à 16 h 45 et à 22 h 30.
 G et H. — Larve N° 4 de *Dolioletta gegenbauri*, le 30/4/68 ($\phi = 1,5$ mm), vue de profil et vue apicale.

PLANCHE 3

- A. — Dégénérescence des organes internes chez l'oozoïde âgé de *Dolioletta* (Branchie puis endostyle et enfin tube digestif disparaissent) et élargissement des bandes musculaires (M_3 et M_4 prédominantes). Longueur totale de la plus âgée = env. 2,5 mm.
 B. — Oozoïde âgé de *Doliolina mülleri* montrant encore branchie et tube digestif en U caractéristique ainsi que les bandes musculaires les plus larges M_3 , M_4 , M_5 , M_6 avec prédominance de M_4 et de M_5 . Longueur totale = 2,0 mm.
 C, D, E et F. — Oozoïde de *Dolioletta gegenbauri*. C et D : disposition des organes. E et F : position du statocyste. Longueur totale = 2,0 mm.
 G. — Nourrice de *Doliolina mülleri*. Longueur = 8 mm.

PLANCHE 4

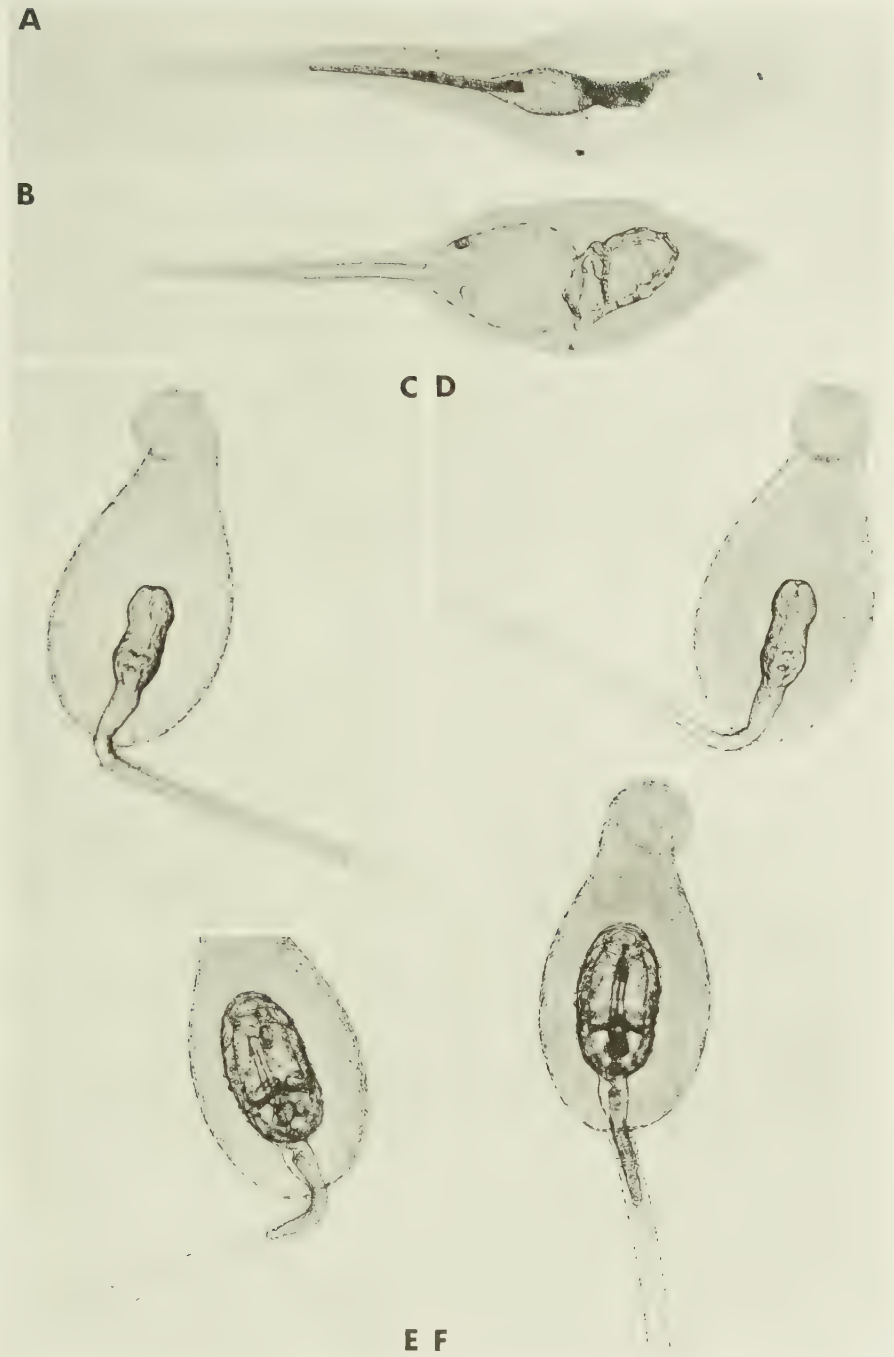
- A et B. — Deux nourrices holomyoniques de *Doliolum*. On distingue le statocyste, le ganglion et en B les organes allongés énigmatiques (organes lumineux ?). Longueur totale = 8 et 9 mm.
 C et D. — Deux vues du stolon d'une jeune nourrice de *Doliolina* prises à quelques instants d'intervalle. Les bourgeons terminaux ont effectué un déplacement.
 E et F. — Colonie formée par l'appendice dorsal de la grande nourrice de *Dolioletta*. Le phorozoïde produit par bourgeonnement (E) permet cette détermination (tube digestif en boucle et position de la branchie).

PLANCHE 5

- A. — Strobilisation du stolon chez la nourrice de *Doliolina*.
 B. — Disposition des bourgeons sur l'appendice de la nourrice de *Dolioletta*. Longueur totale de la partie visible = env. 4 mm.
 C. — Appendice de la grande nourrice de *Dolioletta gegenbauri* montrant la disposition des bourgeons : files latérales = bourgeons des gastrozoïdes. Files médianes = bourgeons des phorozoïdes et des gonozoïdes. Longueur totale de la partie figurée = 25 mm.
 D et E. — Appendice de la nourrice de *Doliolina mülleri*.

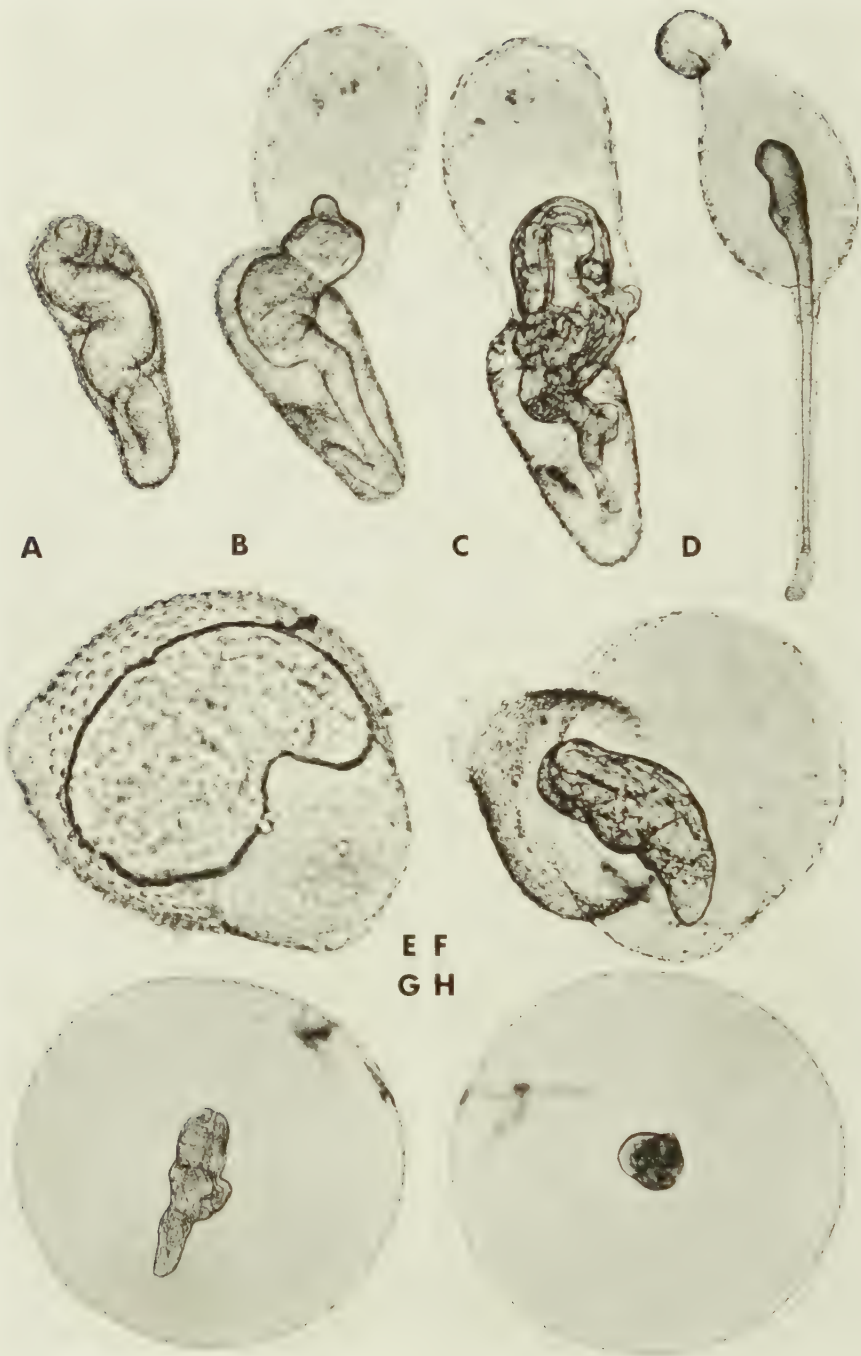
PLANCHE 6

- A et B. — Le gastrozoïde de *Doliolina mülleri*.
 C et D. — Le gastrozoïde de *Dolioletta gegenbauri*.
 E et F. — Colonie de *Dolioletta* composée de gastrozoïdes, de bourgeons et de jeunes phorozoïdes en développement.



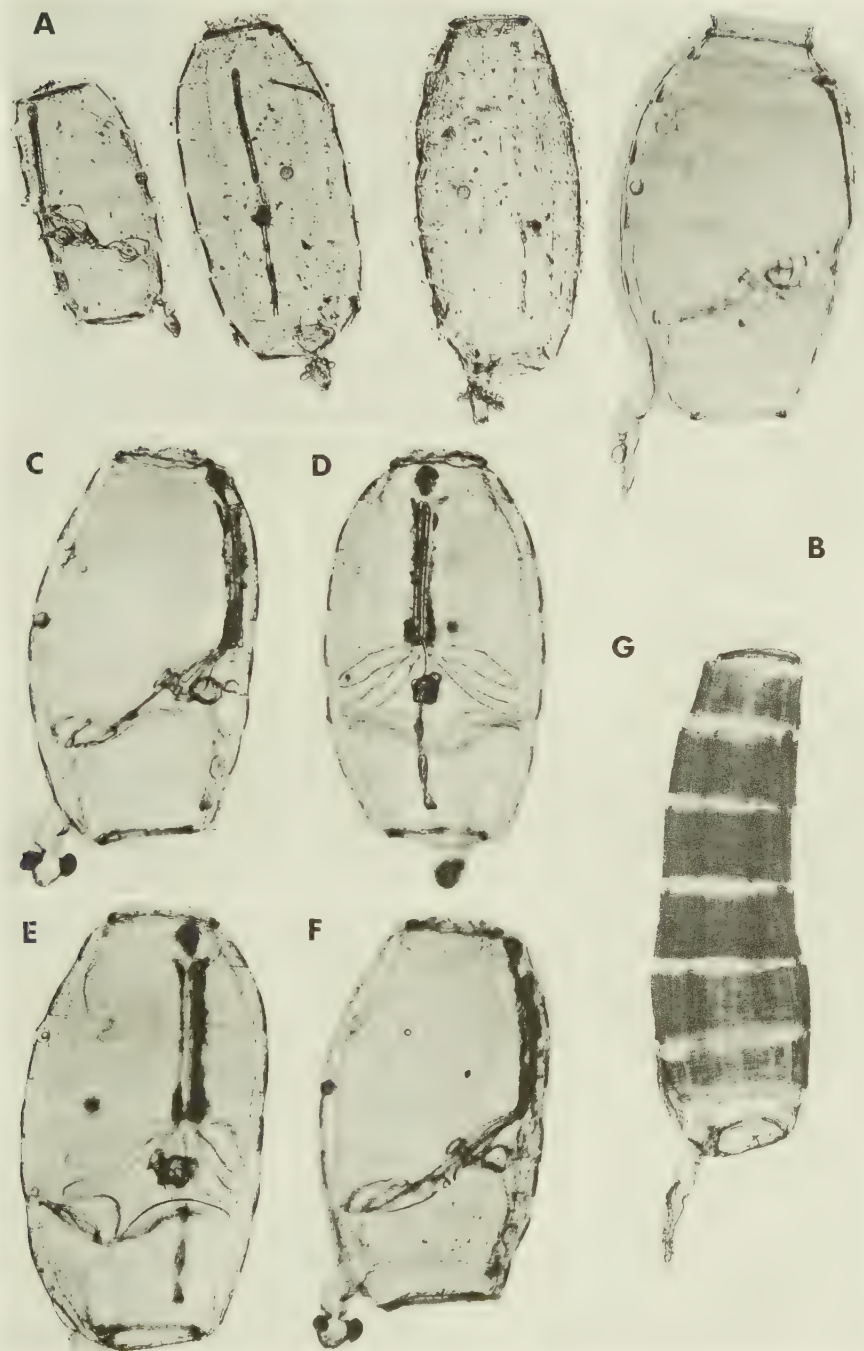
Phot. J.C. Braconnot

Planche I
Cycle des Doliolides



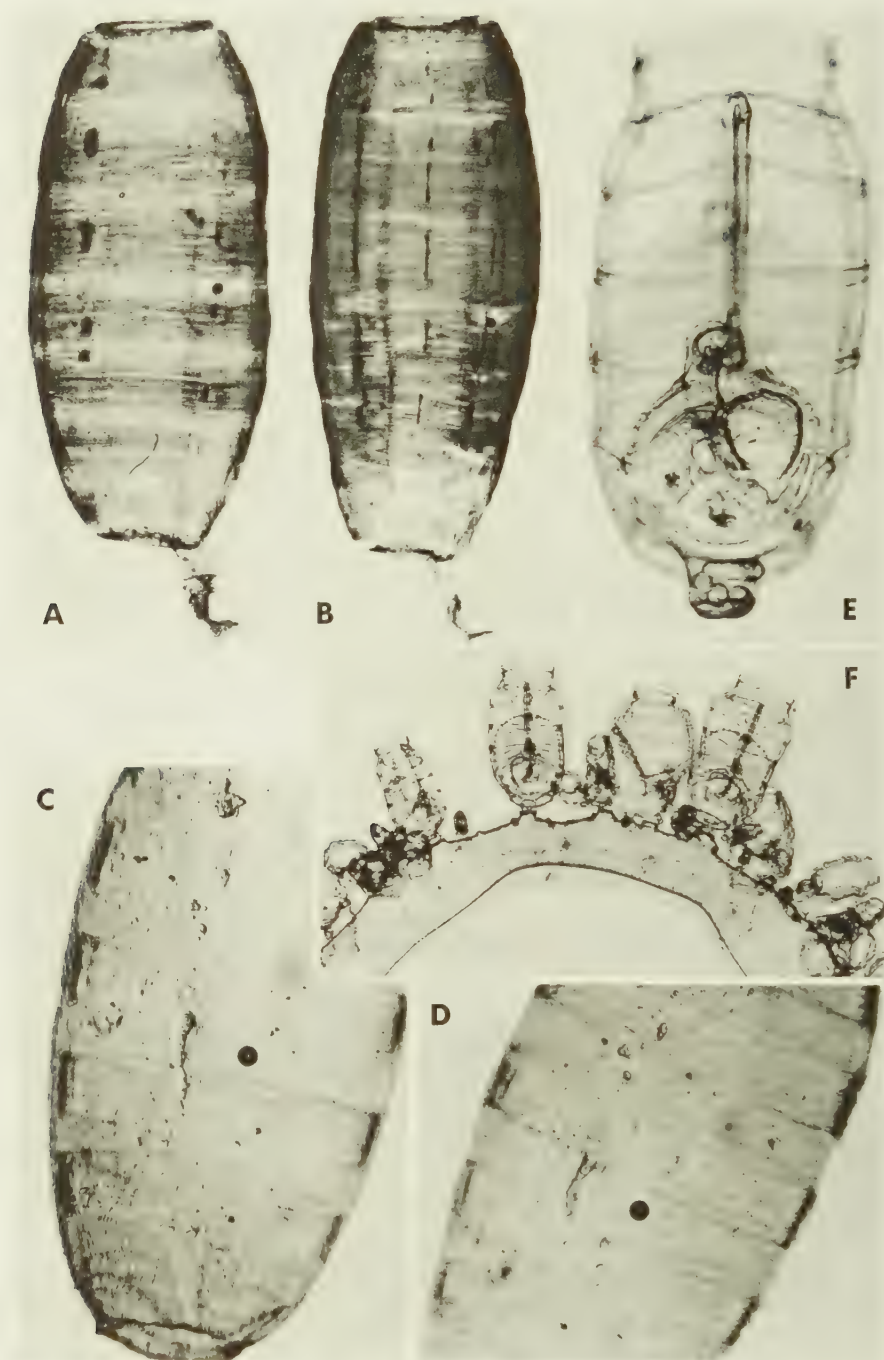
Phot. J.C. Braconnot

Planche II
Cycle des Doliolides



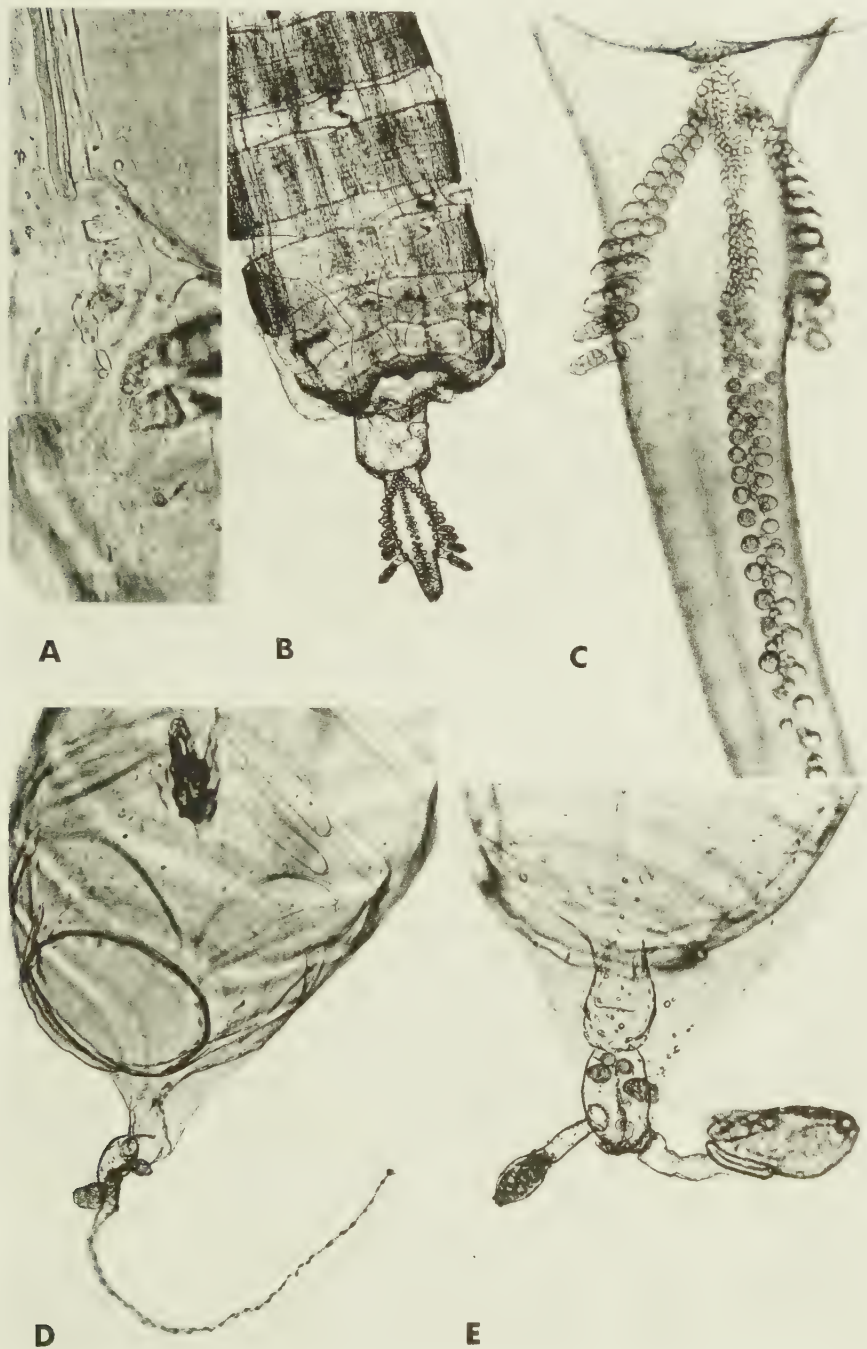
Phot. J.C. Braconnot

Planche III
Cycle des Doliolides



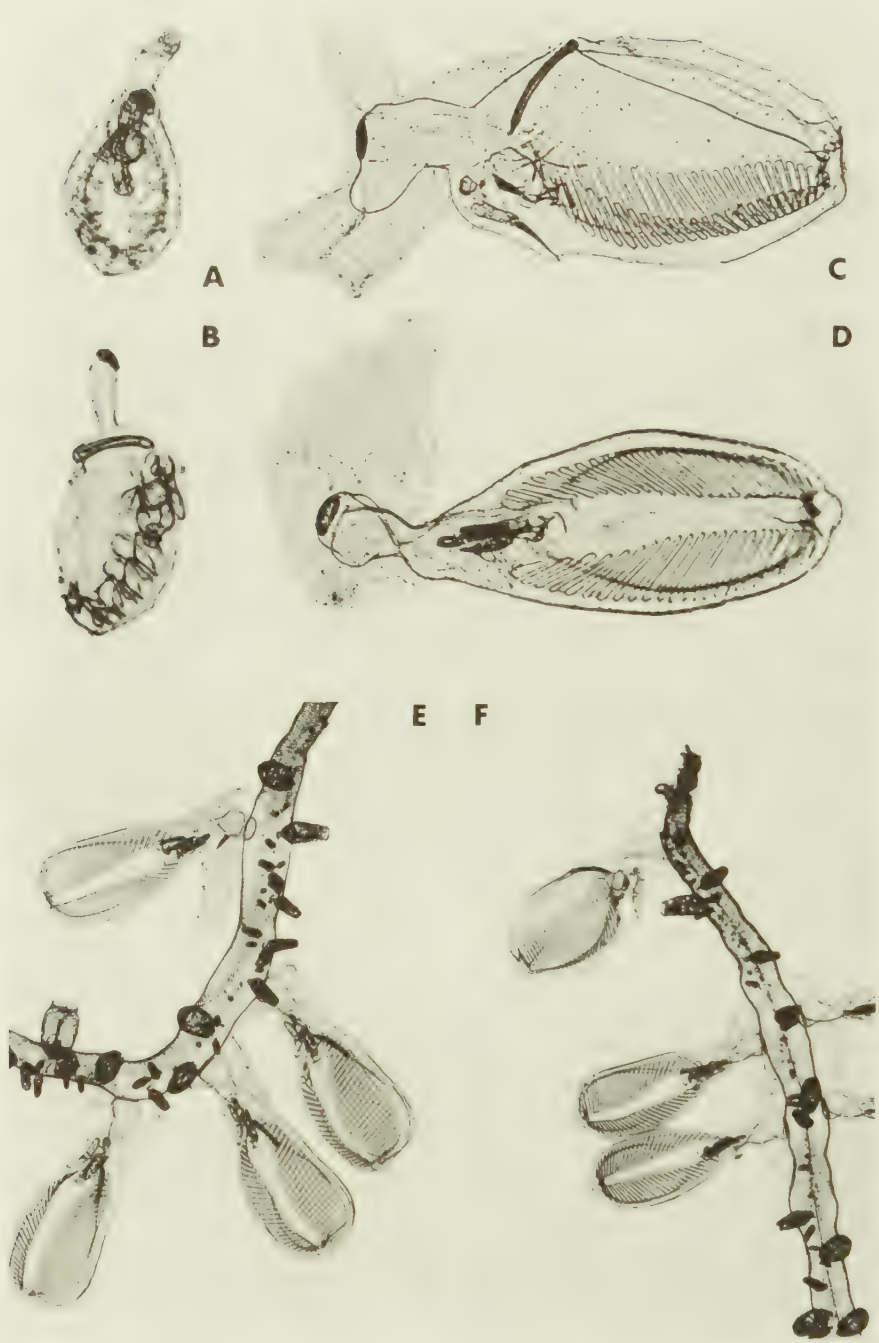
Phot. J.C. Braconnot

Planche IV
Cycle des Doliolides



Phot. J.C. Braconnot

Planche V
Cycle des Doliolides



Phot. J.C. Braconnot

Planche VI
Cycle des Doliolides

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES STADES SUCCESSIFS DANS LE CYCLE DES TUNICIERS PÉLAGIQUES DOLIOLIDES

II. LES STADES PHOROZOIDE ET GONZOZOIDE DES DOLIOLIDES

par

Jean-Claude BRACONNOT

Station zoologique, 06 - Villefranche-sur-Mer

Manuscrit reçu le 7 avril 1970.

RÉSUMÉ

Les *phorozoïdes* et les *gonozoïdes*, sur lesquels est basée la classification des Doliolides, sont étudiés ensemble car ils sont très semblables. Un bref rappel des espèces méditerranéennes montre que nos pêches ont récolté la totalité des espèces définies avec certitude en Méditerranée. Chez *Doliolina*, notre attention se porte sur *Doliolina mülleri* et sa variété *krohnii* qui semble nettement différenciée. Chez *Dolioletta*, il s'agit de l'espèce *Dolioletta gegenbauri*; nous observons pour la première fois un pédoncule sans bourgeon chez le gonozoïde, les nombreuses descriptions des auteurs sont citées et confrontées avec nos observations. Dans le sous-genre *Doliolum*, deux espèces distinctes sont définies : *Doliolum denticulatum* et *Doliolum nationalis*; leur maintien comme espèces distinctes est

(1) Nous tenons à exprimer notre reconnaissance à tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre nous ont aidé dans ce travail.

Notre gratitude s'adresse d'abord à MM. les Professeurs DRACH, PÉRÈS, BOUGIS et GODEAUX qui ont suivi le développement de nos recherches et qui ont bien voulu siéger à notre commission d'examen.

Il nous est très agréable aussi d'exprimer toute notre reconnaissance à M^{me} ONTENIENTE, ainsi qu'à M^{me} QUELART pour l'extrême obligeance avec laquelle

proposé. Ces espèces abondantes nous ont permis une étude de la croissance des phorozoïdes et gonozoïdes. L'augmentation du nombre de stigmata branchiaux avec la croissance des individus semble admise dans la littérature; cependant il n'existe pas de donnée précise à ce sujet; nous apportons tout un ensemble de mesures, qui permet une bonne représentation graphique du phénomène. Chez *Doliolum denticulatum*, nous proposons la suppression de la variété *ehrenbergi*, en développant une argumentation montrant la fragilité et même l'inexistence des caractères de différenciation. Nous donnons ensuite les raisons pour lesquelles *Doliolum nationalis* a été totalement absente de notre étude des stades précédents. En effet nous décrivons à son sujet un cycle court de développement que nous avons mis en évidence par élevage. Il s'agit de la production de phorozoïdes par bourgeonnement sur le pédoncule d'autres phorozoïdes sans aucun passage par les autres stades. Ce cycle, jamais encore décrit, explique la présence de très grandes quantités de phorozoïdes de cette espèce en l'absence des autres stades, phénomène que nous avons constamment observé et que nous avons pu constater dans les résultats de plusieurs auteurs. Nous décrivons enfin un individu nouveau que nous nommons « gonophorozoïde » en raison de la présence simultanée chez lui de gonades et d'un pédoncule portant des bourgeons. Cet individu intermédiaire participe également au cycle court que nous avons décrit. Nous achevons l'étude des gonozoïdes et phorozoïdes en montrant l'homologie des deux formes qui possèdent de nombreux caractères communs.

L'étude du cycle des Doliolides que nous venons de faire permet, grâce aux précisions qui sont apportées, une meilleure définition de chaque forme qu'il est possible de récolter dans les pêches pélagiques et ainsi de savoir exactement à quel stade, à quelle espèce, nous nous référons lors des recherches sur l'écologie du groupe qui fait suite à ce travail essentiellement zoologique.

SUMMARY

The *phorozoids* and *gonozoids*, on which the classification of the *Doliolids* are based, were studied together, for they are very similar. A brief reminder of the Mediterranean species shows us that we have gathered all the species defined with certitude in the Mediterranean. In the *Doliolina* species our attention has been on *Doliolina mülleri* and its variety *krohni* which seems to be greatly differentiated. In the *Dolioletta* we have studied *Dolioletta gegenbauri* observing for the

elles ont bien voulu assurer la réalisation matérielle de notre manuscrit et de ses illustrations.

Nous ne saurions oublier M. DELARUE et tous les marins de la Station grâce à qui un matériel aussi important a pu être rassemblé dans des conditions pas toujours faciles en mer. Nous voudrions encore associer à ces remerciements tous les chercheurs du laboratoire dont l'aide amicale et l'expérience nous ont permis la résolution de bien des difficultés. Nous tenons enfin à exprimer notre gratitude envers toutes les personnes qui travaillent à la Station zoologique et qui, même si leur travail ne touche que de loin à notre sujet de préoccupation, ont permis autour de nous le maintien d'une atmosphère de sympathie propice au développement de nos recherches.

first time a ventral process without bud in the gonozoid. The researchers' numerous descriptions were cited and confronted with our observations. In the subgenous *Doliolum* two distinct species were defined. *Doliolum denticulatum* and *Doliolum nationalis* we propose to maintain them as two different species. These abundant species have enabled us to study the growth of the phorozoids and the gonozoids. The increase in the number of gill-slits with the growth of the specimens seems to be recognised in literature. There are, however, no precise facts on this subject. We have been able to contribute a group of measurements which permit a good graphic representation of the phenomenon.

In the *Doliolum denticulatum* species we propose the suppression of the variety *ehrenbergi* by the development of an argument which shows the fragility and even the non-existence of the differentiating characteristics. Next we have given the reasons for which *Doliolum nationalis* has been completely absent from our study of the preceding stages. In fact we have described a short cycle of development which has been brought to evidence by breeding. It concerns the production of phorozoids by budding on the ventral process of other phorozoids without passing at all through the other stages. This cycle, which has never before been described explains the presence in very large quantities of phorozoids in this species, in the absence of other stages — a phenomenon which we have constantly observed and which we have been able to ascertain in several researchers results. Lastly, we have described a new specimen which we have called "gonophorozoid" because of the simultaneous presence in it of gonads and a ventral process carrying buds. This intermediary specimen also participates in the short cycle we have described. We terminate the study of gonozoids and phorozoids by showing the homology of the two forms which possess numerous characteristics in common.

The study of the Doliolidal cycle which we have just completed permits a better definition of each form it is possible to gather in the pelagic catches, by means of the specifications put forwards, and, therefore, we know exactly to which stage, which species we are referring when we research into group ecology, which follows this essentially zoological work.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Pflgetiere und die Geschlechtstiere auf welche die Klassifizierung der Dolioliden beruht, werden zusammen bearbeitet, weil sie einander sehr ähneln. Ein kurzer Überblick der Mittelmeerarten zeigt, dass wir alle Arten gefischt haben, welche mit Sicherheit im Mittelmeer erkannt sind. Bei *Doliolina* wird unsere Aufmerksamkeit auf *Doliolina mülleri* gelenkt und auf ihre Varietät *krohni*, welche gut differenziert scheint. Bei *Dolioletta* handelt es sich um *Dolioletta gegenbauri*. Wir finden zum ersten Male beim Geschlechtstier einen Ventralauswuchs ohne Knospe. Die zahlreichen Beschreibungen der Autoren werden zitiert und mit unseren Beobachtungen verglichen. Bei der Untergattung *Doliolum* werden zwei verschiedene Arten unterschieden: *Doliolum denticulatum* und *Doliolum nationalis*. Es wird vorgeschlagen, sie weiter als zwei spezielle Arten zu betrachten. Das reiche Vorkommen dieser Arten hat uns das Studium über das Wachstum der Pflgetiere und der Geschlechtstiere ermöglicht. Die Zunahme der Zahl der Kiemenspalten im Laufe des Wachstums der Individuen scheint in der Literatur

angenommen, doch findet man darüber keine genaue Bestätigung. Wir bringen eine Anzahl Massen, welche eine gute grafische Erläuterung dieser Erscheinung gestatten. Bei *Doliolum denticulatum* schlagen wir den Schwund der Varietät *ehrenbergi* vor, wegen der Fraglichkeit und auch des Fehlens der Differenzierungszeichen. Alsdann folgen die Ursachen warum *Doliolum nationalis* ganz abwesend war im Laufe unseres Studiums der ersten Stadien. Deshalb beschreiben wir nur einen kurzen Lauf in der Entwicklung, die wir durch die Züchtung gezeigt haben. Es handelt sich um die Produktion von Pflgetieren durch Knospung auf dem Stiel anderer Pflgetiere, ohne Übergang auf andere Stadien. Dieser *Cyclus*, der noch nie beschreiben wurde, erklärt das Vorkommen grosser Mengen Pflgetiere dieser Art in Abwesenheit der anderen Stadien, eine Erscheinung die uns immer aufgefallen ist, und die auch mehrere andere Autoren erwähnt haben. Zuletzt beschreiben wir ein neues Individuum das wir als « Geschlechtspflgetier » bezeichnen, weil es gleichzeitig Gonaden und einen Stiel mit Knospen besitzt. Dieses Übergangs-individuum fügt sich auch dem kurzen *Cyclus* an, den wir beschrieben haben.

Das Studium der Geschlechtstiere und der Pflgetiere beenden wir mit dem Hinweis auf die Homologie beider Formen, welche zahlreiche gemeinsame Charaktere besitzen.

Unser Studium der Entwicklungsstufen der Dolioliden ermöglicht, dank der Einzelheiten, eine bessere Definition jeder einzelnen Form, welche man in den pelagischen Fängen gewinnen kann und auch die Verständigung um welches Stadium, um welche Art es sich handelt bei den folgenden Untersuchungen über Ökologie.

INTRODUCTION

Le cycle de développement dont nous avons étudié les stades larvaire, oozoïde, nourrice et gastrozoïde dans un premier mémoire (1), nous montre, après ces stades, deux formes successives, appelées phorozoïde et gonozoïde.

A ce niveau du cycle nous sommes dans la partie la mieux connue, la plus variée aussi, car c'est à partir de ces individus que toutes les espèces de Doliolides ont été décrites. En réalité, toute la systématique du groupe est bâtie sur l'étude des gonozoïdes. Le nombre d'espèces connues dans le monde est assez grand, une quinzaine environ; il est certain que quelques unes devront être révisées et il semble difficile

(1) Cette première partie, concernant les stades larvaire, oozoïde, nourrice et gastrozoïde, a été publiée dans le précédent fascicule des Archives de Zoologie expérimentale et générale..

actuellement d'en faire un inventaire exact. En ce qui concerne la Méditerranée, cela se simplifie car le nombre d'espèces récoltées est faible (4 espèces véritables). Nous indiquons d'abord les espèces que nous avons trouvées; nous citons ensuite les auteurs qui ont fourni des clefs de détermination et ceux qui ont donné de bonnes descriptions des stades qui nous intéressent et enfin nous étudions certains problèmes posés par le cycle à ce niveau.

I. — LES ESPÈCES MÉDITERRANÉENNES

Parmi les espèces considérées comme méditerranéennes, selon le manuel de planctonologie de TREGOUBOFF et ROSE (2), au nombre de 7, nous n'avons jamais trouvé ni phorozoïde ni gonozoïde de *Dolioloides rarum* Grobben (d'après GODEAUX, 1957, p. 159, note 1, le phorozoïde manquerait chez cette espèce). Nous ne pouvons pas affirmer la présence de *Doliolum (Dolioletta) mirabilis* Korotneff (mise en synonymie avec *Doliolum chuni* Neumann par FEDELE, 1923) espèce très proche de *Dolioletta gegenbauri*, en raison du très mauvais état des individus de cette dernière espèce. En effet tous ceux qui ont pu être déterminés sans ambiguïté appartenaient à l'espèce *Dolioletta gegenbauri*. Nous n'avons trouvé qu'une fois un gonozoïde de *Doliopsis rubescens* Vogt (ex *Anchinia rubra*, Vogt 1852) parfaitement conforme à la description des auteurs qui l'ont étudié (BARROIS, KOROTNEFF, etc.). Toutes les autres espèces citées par TREGOUBOFF et ROSE sont présentes dans nos pêches.

(1) *Doliopsis (Anchinia) rubescens*, Vogt. *Dolioloides rarum*, Grobben. *Doliolina mülleri*, Krohn. *Dolioletta gegenbauri* Uljanin et *Dolioletta mirabilis*, Korotneff. *Doliolum denticulatum*, Quoy et Gaimard. *Doliolum nationalis*, Borgert.

II. — ESPÈCES CONSIDÉRÉES DANS CETTE ÉTUDE

Par ordre d'abondance, la liste des espèces trouvées à l'état de phorozoïde dans tout notre matériel méditerranéen est la suivante : *Doliolum nationalis* Borgert 1893, *Doliolum (Doliolina) mülleri* Krohn 1852, avec la variété *krohni* Herdmann 1888 et d'égale importance : *Doliolum (Dolioletta) gegenbauri* Uljanin 1884 et *Doliolum denticulatum* Quoy et Gaimard 1834. Pour le stade gonozoïde, l'ordre est différent car l'espèce la plus importante est *Doliolina mülleri* puis, en quantité équivalente, *Dolioletta gegenbauri* et *Doliolum denticulatum* comprenant la variété *ehrenbergi* Uljanin (dont la valeur sera discutée), et enfin *Doliolum nationalis* dont les particularités nous retiendrons spécialement.

Les auteurs qui ont voulu faire une synthèse de la classification des Doliolides et qui ont publié des clefs de détermination des espèces existantes sont assez peu nombreux et leur travail est très partiel. Il s'agit de LAHILLE (1887 et 1890) qui a effectué un classement de tous les Tuniciers (fixés ou non) en étudiant les branchies, HERDMANN (1891) dont la clef allant jusqu'aux espèces est reprise intégralement par TRAUSTEDT (1893), puis BORGERT (1894), NEUMANN (1913 a), HARANT et VERNIERES (1938) et THOMPSON (1948). Aucune actuellement n'est satisfaisante et seul le travail, méditerranéen, de TREGOUBOFF et ROSE (1957) peut apporter une aide efficace. Pour les espèces mondiales, il faut reprendre les travaux fondamentaux comme celui de GARSTANG (1933) et les descriptions originales anciennes et plus récentes, car de nombreuses espèces ont été créées relativement récemment (KRÜGER, 1939 et TOKIOKA et BERNER, 1958).

Les descriptions des phorozoïdes et gonozoïdes des espèces qui nous intéressent sont nombreuses et permettent une détermination sans ambiguïté. Nous citons les principaux auteurs au sujet de chaque espèce.

A) *Doliolina mülleri* et sa variété *krohni*

La première espèce appartient au sous-genre *Doliolina*; c'est la mieux connue et la moins discutée : *Doliolina mülleri* Krohn 1852.

Elle est caractérisée par son tube digestif formant une anse en U dans le plan sagittal, au niveau du muscle M5 et entre M5 et M6. L'anus débouche vers le côté dorsal. Deux formes sont présentes dans nos pêches :

— l'une a une branchie presque plate, située au niveau de M5 et entre M5 et M6, composée de 10 à 12 paires de stigmates; l'endostyle s'étend d'avant le muscle M3 jusqu'à l'avant du muscle M5. Le phorozoïde porte un pédoncule ventral grêle et les bourgeons y sont situés à l'extrémité. Le gonozoïde possède un testicule piriforme faisant légèrement saillie ventralement entre les muscles M5 et M6; l'ovaire, un peu postérieur, sphérique, porte un nombre faible d'œufs, 3 ou 4. Des taches pigmentaires rouge-orangé sont présentes au niveau de l'intestin. Cette première forme est toujours de petite taille; elle ne dépasse pas en effet 2 millimètres; elle constitue la forme typique de *Doliolina mülleri* (Pl. 1, A à D);

— l'autre forme, considérée comme la variété *krohni* de l'espèce *mülleri*, existe également, quoiqu'elle soit plus rare. Elle diffère de la forme typique par la longueur de l'endostyle qui s'étend du muscle M2 à l'intervalle M4-M5 et par la branchie qui, plus bombée, possède un plus grand nombre de fentes. Le phorozoïde possède un pédoncule grêle et le gonozoïde a un testicule plus allongé et faisant davantage saillie à l'extérieur que chez la forme typique (Pl. 1, E et F).

La première description de *Doliolum (Doliolina) mülleri* est donnée par KROHN (1852) à propos du phorozoïde. Cette description est assez sommaire et il faut attendre le travail important de GROBBEN (1882) pour avoir une bonne représentation des deux stades, phorozoïde et gonozoïde (Pl. III, Fig. 14 et 15). ULJANIN (1884) donne un schéma du gonozoïde, ses dessins sont repris par DELAGE et HEROUARD (1898) dans leur traité de zoologie concrète pour exposer les modalités du cycle des Doliolides. HERDMANN (1888) décrit la nouvelle espèce *Doliolum krohni*, sa description et son dessin sont si vagues qu'on ne peut en déduire les caractères exacts de la nouvelle espèce. TRAUSTEDT (1893) schématise autant que HERDMANN, mais donne un « diagramme » assez précis pour fixer les caractères qui correspondent à la description que nous venons de donner pour la variété *krohni*. BORBERT (1894) fournit la première documentation complète sur cette forme considérée comme variété (Pl. VI, Fig. 11 et 12); en 1901, il reprend le même dessin qu'en 1894. RITTER (1905) décrit la forme typique (gonozoïde et phorozoïde); FOWLER (1905) cite simplement deux gonozoïdes de *Doliolum krohni*. NEUMANN (1913) se sert de *Doliolum mülleri* pour expliquer le cycle; il reprend les figures de GROBBEN et décrit *D. krohni* sans illustrer sa description qui est conforme à celle des auteurs précédents, en 1935 également. GARSTANG (1933) définit le sous-genre *Doliolina*

et fournit une illustration originale à base de diagrammes schématiques où les caractères de plusieurs espèces pour chaque sous-genre sont rassemblés; ces schémas sont utilisés par la suite par maints auteurs (FRASER, 1947; BERRILL, 1950). Les auteurs plus récents montrent leur accord avec les descriptions anciennes.

B) *Dolioletta gegenbauri*

Le sous-genre *Dolioletta*, représenté ici par l'espèce *Dolioletta gegenbauri*, se reconnaît à son tube digestif qui fait une boucle complète au niveau du plancher cloacal. L'anus est médian et débouche vers l'arrière. Les exemplaires ramenés par les filets sont toujours très abîmés et leur identification n'est pas toujours sûre. La branchie est fortement bombée et comprend un grand nombre de stigmates (jusqu'à 60 paires); son point d'attache ventral est en face du muscle M5; elle descend jusqu'à l'intervalle M5-M6 et remonte dorsalement jusqu'au muscle M3; l'endostyle va de l'espace M2-M3 jusqu'à l'espace M4-M5. Le phorozoïde a un pédoncule assez court sur lequel sont fixés de nombreux bourgeons, le bourgeon primordial en forme de croissant (analogue à celui qui est décrit par BORGERT (1894) pour *Doliolum nationalis*, et dont la forme semble être la même pour tous les genres) est très visible chez les jeunes (Pl. 2, A et B). Il est figuré par NEUMANN (1906); le gonozoïde possède un ovaire à peu près sphérique entre les muscles M7 et M8; il comporte un faible nombre d'œufs, pouvant cependant dépasser 4 ou 5. Chez les individus en parfait état et assez âgés, on peut voir sous l'ovaire un pédoncule extrêmement grêle, mais sans aucun bourgeon; il s'agit sans doute d'un vestige de pédoncule, sa permanence chez des individus de grande taille montre qu'il ne disparaît pas avec le développement du gonozoïde (Pl. 3, D à F). Cet organe n'a jamais été signalé encore. Le testicule, très long, possède une extrémité au niveau de l'ovaire; il s'étend sur le côté gauche de l'animal, le contourne et arrive au niveau du muscle M2 sur le côté gauche, presque dorsalement (Pl. 3, A à C). En plus de la forme typique que nous venons de décrire, une variété existe aussi chez cette espèce : la variété *tritonis*. Nous ne pouvons pas affirmer avoir récolté cette variété; nous ne pouvons pas être sûr du contraire à cause du très mauvais état de la majorité des individus pêchés.

Cette espèce décrite sans ambiguïté par ULJANIN en 1884 a ses caractères bien définis dès cette première description, la figure de cet auteur concerne le gonozoïde. HERDMAN (1888) comme nous l'avons déjà vu, oublie les principaux caractères en citant cette espèce. TRAUSTEDT (1893) fournit un petit schéma d'une espèce voisine (*D. tritonis*) qui est maintenant considérée comme simple variété. NEUMANN (1913) cite simplement notre espèce et GARSTANG (1933) trace le diagramme comparatif de plusieurs espèces, ce qui est repris par FRASER (1947). NAIR (1949) publie une photographie d'un « essaim » (swarm) de 28 individus de *Dolioletta gegenbauri* où on reconnaît avec difficulté l'espèce. THOMPSON (1948) dessine la forme *tritonis*. BERRILL (1950) reprend les travaux précédents. SEWELL (1953) figure deux gonozoïdes, l'un très jeune et l'autre plus âgé, tous deux conformes aux descriptions classiques. GODEAUX (1962) étudie de très près la variété *tritonis* en la comparant à la forme typique et montre qu'il existe de nombreux intermédiaires. Il établit nettement qu'on ne peut en faire deux espèces distinctes. TAVARES (1967) donne une représentation d'un phorozoïde et d'un gonozoïde de *Dolioletta gegenbauri* où les caractères sont bien définis selon les normes maintenant classiques.

C) Le sous-genre *Doliolum* et ses deux espèces *D. denticulatum* et *D. nationalis*

Les deux espèces du sous-genre *Doliolum* présentes à Villefranche : *Doliolum denticulatum* Quoy et Gaimard 1834 et *Doliolum nationalis* Borgert 1893, sont très importantes pour nous et nous verrons au cours des études particulières les concernant la documentation qui existe à leur sujet.

Doliolum denticulatum est l'espèce la plus ancienne (Quoy et Gaimard, 1834); *Doliolum nationalis* a été décrite en 1893 par BORGERT de façon indiscutable. Nous devons citer dès maintenant les travaux qui seront (ou non) utilisés dans nos discussions et qui représentent une documentation qu'on ne peut pas négliger : pour *Doliolum denticulatum* il s'agit de HUXLEY, 1851; KROHN, 1852; GEGENBAUR, 1856; KEFERSTEIN et EHLERS, 1861; GROBBEN, 1882; TRAUSTEDT, 1893; BORGET, 1894; NEUMANN, 1906; GARSTANG, 1933; THOMPSON, 1948; SEWELL, 1953. Pour *Doliolum nationalis* ce sont : BORGERT, 1894; GODEAUX, 1957; TERRY, 1961; TAVARES, 1967.

1) La croissance des phorozoïdes et des gonozoïdes.

En raison de la grande quantité d'individus à notre disposition, il est possible d'étudier le problème du développement de la branchie avec la croissance des individus chez *Doliolum nationalis* et chez *Doliolum denticulatum*. Cette étude permet de mieux établir la véritable nature de ces deux stades l'un par rapport à l'autre. Les deux

espèces choisies se prêtent bien à cela car leur branchie, assez étendue, est peu fragile et toujours en bon état dans les spécimens récoltés.

Dans la littérature on trouve quelques allusions à un lien possible entre le nombre de stigmates branchiaux et la taille, donc l'âge de l'individu, mais il est impossible de trouver des données précises et on regrette principalement cette absence lorsqu'il s'agit de décider si *Doliolum nationalis* est, ou non, une forme naine ou « à croissance rapide » de *Doliolum denticulatum*. GODEAUX (1957, p. 163) cite cette hypothèse en ces termes : « *Doliolum nationalis* est tenue pour une forme naine de *D. denticulatum* à nombre réduit de stigmates et branchie plus courte ventralement, rencontrée dans les eaux plus chaudes littorales. Sa structure s'expliquerait par un développement plus rapide, les adhérences musculaires freinant la progression de la branchie ou du testicule ». Cette dernière proposition peut avoir une validité pour le testicule, mais il ne nous semble pas que cela soit vrai de la branchie. En effet la croissance du nombre des stigmates est indépendante de la position de l'attache ventrale de la branchie et les individus très petits classés comme *Doliolum denticulatum* le sont sans ambiguïté car leur branchie a déjà effectué complètement sa « progression » vers l'avant, alors que le nombre des stigmates est encore faible. De plus l'absence totale d'intermédiaire nous oblige à douter de ce freinage de la progression de l'attache ventrale de la branchie par une croissance rapide chez *Doliolum nationalis* (1).

Finalement le problème d'une forme naine reste entier et nous considérons cependant *Doliolum nationalis* comme une véritable espèce, distincte de *Doliolum denticulatum*.

Il est possible de faire un graphique montrant la taille des individus en fonction du nombre de stigmates branchiaux (fig. 1). Ce graphique, composé de points représentant les phorozoïdes et les gonozoïdes des deux espèces considérées (*Doliolum nationalis* et *Doliolum denticulatum*), montre deux nuages de points orientés, chacun correspondant à l'une des espèces; les phorozoïdes et gonozoïdes se mélangent parfaitement dans chaque groupe de points. Nous voyons que les points appartenant à chacune des deux espèces ne se mélangent pas et que les droites de régression, faciles à tracer (la méthode graphique selon QUENOUILLE, 1964, p. 33, est suffisante), sont parfaitement distinctes (alors que celles des phorozoïdes et gonozoïdes de *Doliolum nationalis* sont confondues). Dans nos échantillons, *Dolio-*

(1) Il y a peu de raisons d'admettre que ce freinage ne se produise que du côté ventral, car si la croissance des phorozoïdes se fait avec une légère dissymétrie, ce qui ne paraît pas prouvé, le côté dorsal devrait croître plus vite que le côté ventral, donc posséder un « freinage » plus intense, cela, du fait que le pédoncule est ventral.

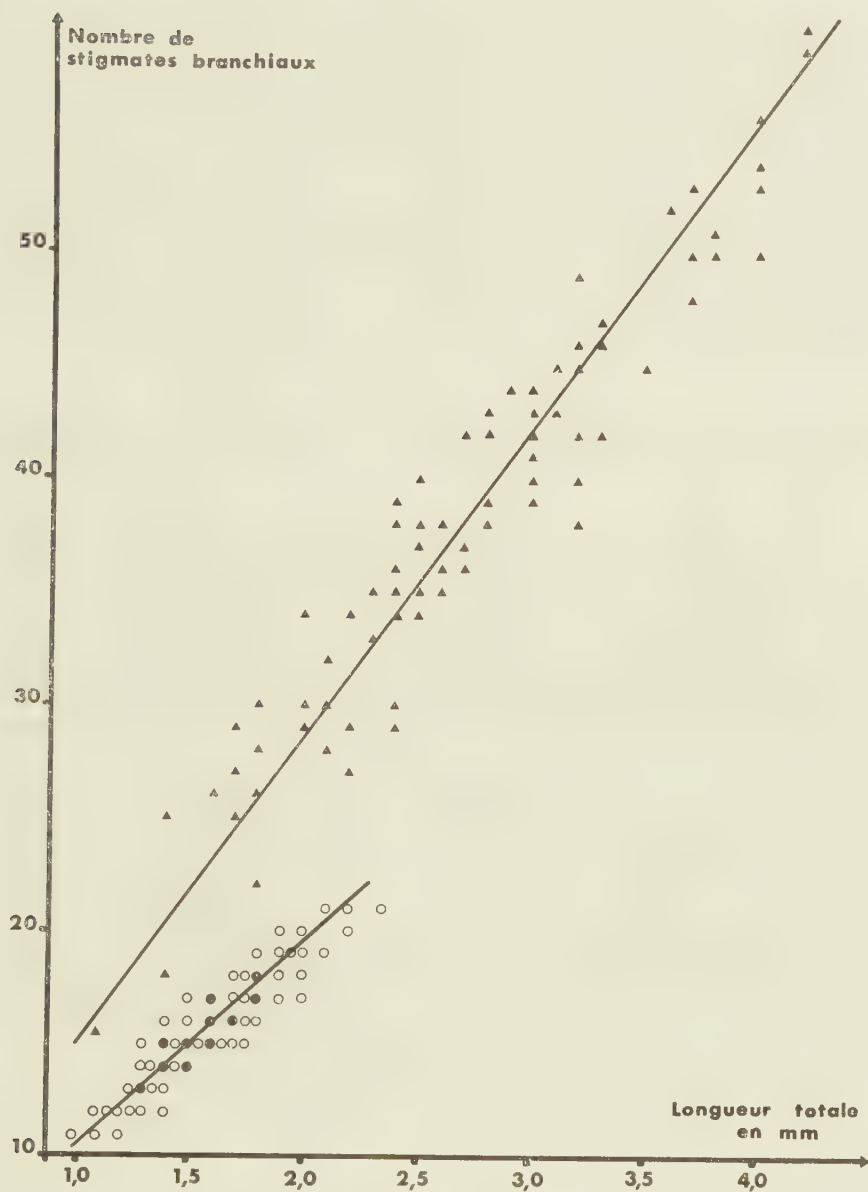


FIG. 1. — Nombre de stigmates branchiaux en fonction de la taille.
 Phorozoïdes et gonophorozoïdes de *Doliolum nationalis* : O 1 à 5 indiv.; ● 6 à 10 indiv.
 Phorozoïdes et gonozoïdes de *Doliolum denticulatum* : ▲ 1 à 5 indiv.

lum nationalis a une taille comprise entre 0,8 et 2,3 mm et possède de 10 à 22 stigmates branchiaux, *Doliolum denticulatum* mesure entre 1 et 4,6 mm et possède de 15 à 60 stigmates branchiaux. Il y

a nettement deux groupes de points représentatifs qui permettent de considérer deux espèces voisines mais distinctes, chacune possédant ses caractéristiques propres de croissance, caractéristiques valables aussi bien pour le phorozoïde que pour le gonozoïde. Cette dernière remarque apporte un argument nouveau favorable à l'hypothèse selon laquelle phorozoïde et gonozoïde sont deux formes d'un même individu produit par bourgeonnement et qui évolue vers une forme ou l'autre selon les conditions de son développement. L'ensemble de ces considérations sera repris à la fin de cette étude sur les phorozoïdes et les gonozoïdes.

2) *Doliolum denticulatum* et l'existence de sa variété *ehrenbergi* Krohn

Le gonozoïde de *Doliolum denticulatum* possède un testicule droit, allongé en forme de massue parallèlement à l'axe du corps. De nombreux auteurs ont considéré l'emplacement de l'extrémité antérieure du testicule et ont cité à partir de ce caractère une variété *ehrenbergi* Krohn, sa seule différence avec la forme typique étant la possession d'un testicule court, dont l'extrémité antérieure se trouve au niveau des bandes musculaires M4 à M6. Le testicule de l'espèce normale s'étend jusqu'aux bandes M3 et même M2. L'existence d'individus à testicules courts dans notre matériel nous a fait aborder cette question. Ce travail a porté sur deux lots importants de gonozoïdes : l'un de 113 individus, récolté à Villefranche, l'autre de 704 spécimens, récolté au sud de la Sardaigne (campagne de l'« Amalthée » de février-mars 1967). On peut répartir ces gonozoïdes en 8 classes (tableau I) en tenant compte de la terminaison antérieure du testicule par rapport aux bandes musculaires (Pl. 4, E).

Cette distribution de fréquence donne les histogrammes de la figure 2₁ et 2₂.

Nous constatons qu'en aucun cas nous n'avons de distribution bimodale. Pour conclure à l'existence d'une variété il nous faudrait au moins une distribution faiblement bimodale pour essayer, au moyen d'un calcul de coefficient de différence (C. D. de MAYR-LINSLEY et USINGER par exemple) comme cela est indiqué par GÉRY (1962 a), de définir statistiquement la validité des sous-espèces ou variétés. Il

TABLEAU I

Testicule allant jusqu'au muscle	Nombre d'individus	
	Amalthée	Villefranche
M2	1 (0,16 %)	0
M2-M3	12 (1,70 %)	11 (9,73 %)
M3	126 (17,89 %)	32 (28,31 %)
M3-M4	152 (21,59 %)	38 (33,63 %)
M4	192 (27,27 %)	18 (15,92 %)
M4-M5	97 (13,78 %)	10 (8,84 %)
M5	83 (11,79 %)	4 (3,54 %)
M5-M6	41 (5,82 %)	0
Total	704 (100 %)	113 (99,97 %)

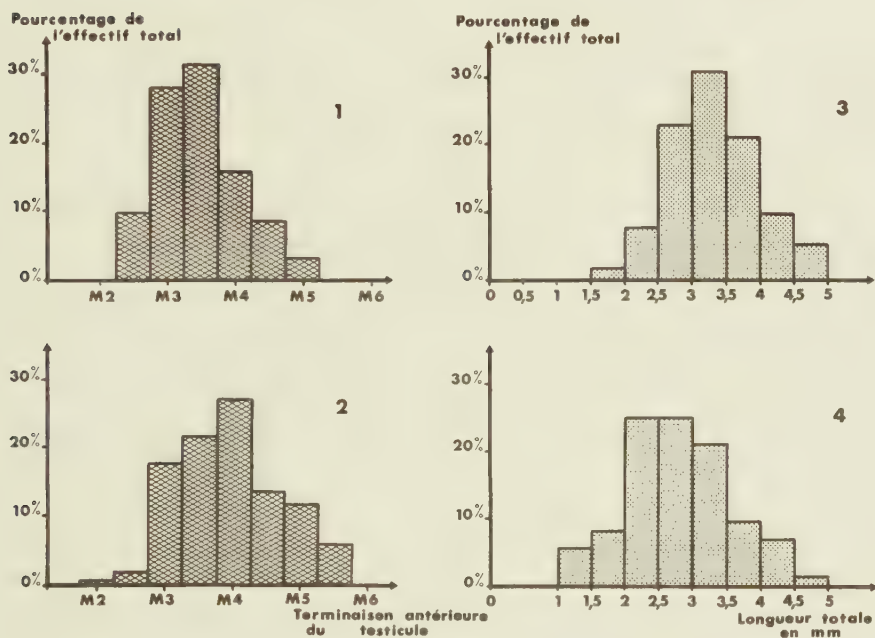


FIG. 2. — Terminaisons antérieures du testicule chez le gonozoïde de *Doliolum denticulatum*. 1 et 3 : lot de 113 individus (Villefranche) ; 2 : lot de 704 individus (Sardaigne) ; 4 : lot de 77 individus (Sardaigne).

est impossible de l'imaginer ici et, dans les deux échantillons, le maximum de fréquence se situe entre les deux caractères des prétendues variétés (M3 - M4 dans l'échantillon de Villefranche, M4 dans celui de Sardaigne; alors que la forme typique correspondrait à M2 - M3

ou M3 et la variété *ehrenbergi* aurait son maximum à M4 - M5, M5 ou même M5 - M6).

Si nous traçons un graphique montrant la longueur du testicule en fonction de la longueur totale du corps, nous obtenons pour chaque échantillon un nuage de points orientés où il est possible de tracer une droite de régression (fig. 3). Nous constatons que *celle-ci est la même pour les deux échantillons*, le léger déplacement du maximum de fréquence observé auparavant provient uniquement de l'échantillonnage effectué dans un cas (Amalthée) avec un filet fin (300 μ de vide de maille) qui rapporte plus de petits individus, à testicules relativement courts, que de grands individus (voir la distribution des fréquences de tailles effectuée sur un sous-échantillon de 77 individus mesurés parmi les 704, fig. 2₄; dans l'autre cas (Villefranche) le filet est plus gros (vide de maille de 700 μ) et favorise la capture des grands individus à testicule relativement long (fig. 2₃).

Certains auteurs se sont intéressés à cette question, notamment GARSTANG (1933). Celui-ci fournit, p. 206 et 207, des données numériques à propos d'individus récoltés dans le Pacifique et dans l'Atlantique. Il établit des tableaux de corrélations entre la longueur du testicule (donnée par la position de sa terminaison antérieure par rapport aux muscles) et la longueur totale du corps (par classe de 1 mm). Le nombre d'individus est donné dans chaque case du tableau; aussi pour rendre la comparaison plus évidente avons-nous dû remplacer ces nombres absolus par le rapport de chaque effectif avec la population totale de l'échantillon (en %). Nous avons réalisé la même présentation pour nos individus méditerranéens et pouvons les comparer aux autres venant d'Atlantique et du Pacifique. Les légères différences observées ainsi ne sont pas suffisantes pour justifier l'existence d'une variété quelconque basée sur la longueur relative du testicule (figure 4).

GARSTANG, dans la discussion qui suit l'exposé de ses résultats (p. 207), montre que son matériel (de l'expédition « Terra-nova ») ne peut fournir d'argument à l'idée d'une variation de type bimodal centrée autour des muscles M4 et M2. Il explique (p. 224) d'où viennent les descriptions d'individus à testicule court (GEGENBAUR, 1856; ULJANIN, 1884; HERDMANN, 1888; BORGET, 1894; LAHILLE, 1890; NEUMANN, 1906 et 1913), et il montre la confusion provenant de descriptions incomplètes de certains auteurs (notamment HERDMANN, 1888, qui crée sans raison des espèces nouvelles, déjà décrites, et qui mêle les autres sans justifications).

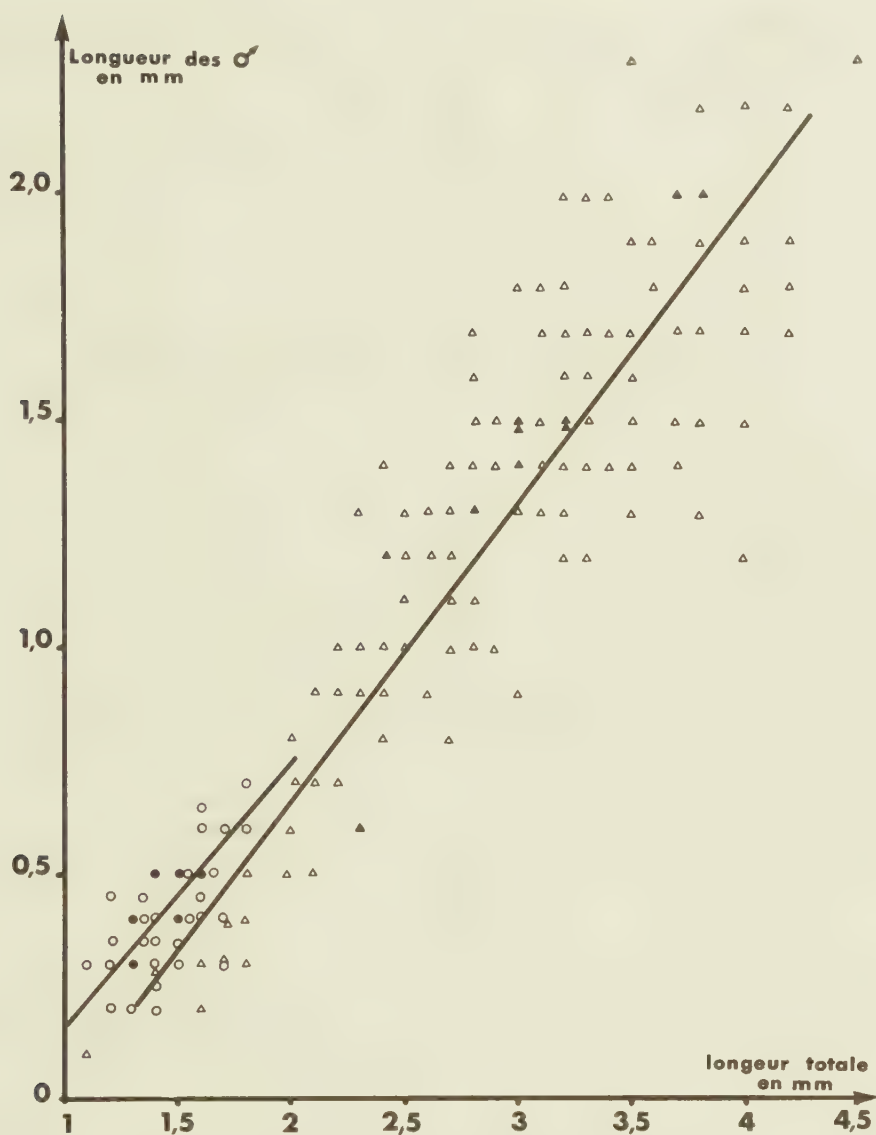


FIG. 3. — La longueur du testicule en fonction de la longueur totale chez *Doliolum denticulatum* (Δ 1 à 3 individus; $\blacktriangle$ plus de 3 individus), et chez le gonophorozoïde de *Doliolum nationalis* ($\circ$ 1 à 3 indiv.; $\bullet$ plus de 3 indiv.).

A la page 208 de son mémoire, GARSTANG précise ce qui a trait à la variété à testicule court : « il est vrai que les naturalistes méditerranéens nous ont familiarisé avec un type de petite taille de *D. denticulatum* ayant un testicule se terminant près de M4 (KROHN, 1852; GROBBEN, 1882; ULJANIN, 1884 ... ». Ainsi

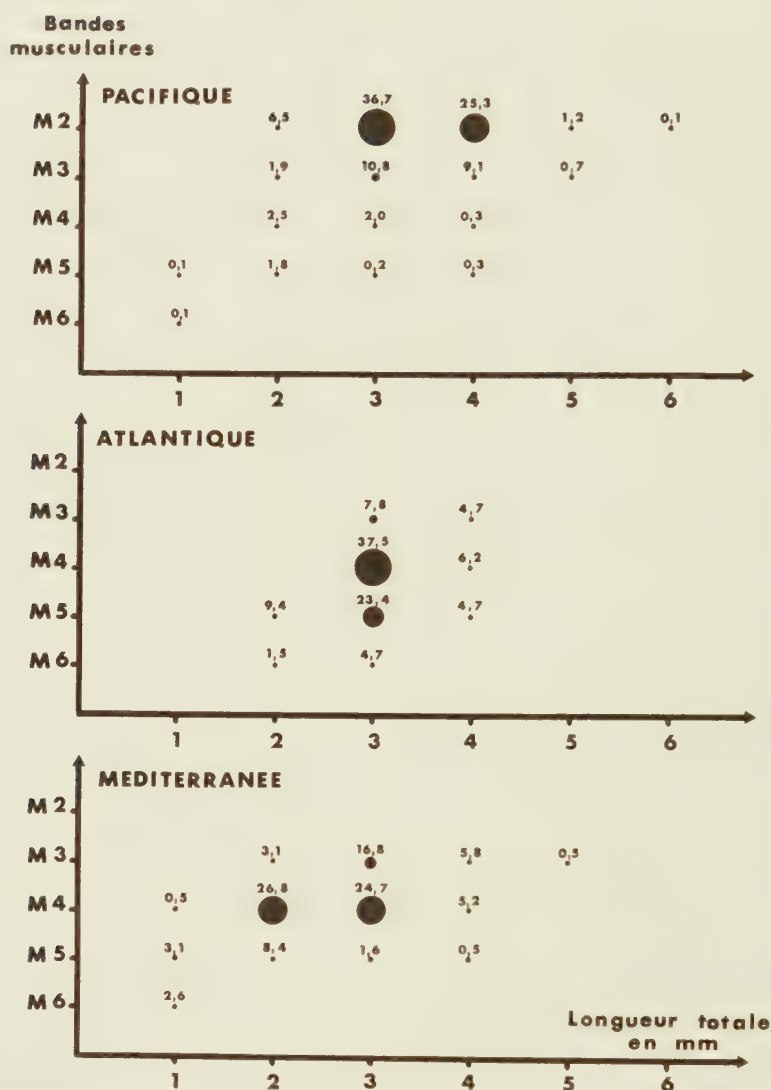


FIG. 1. — Comparaison entre nos résultats (Méditerranée) et ceux de GARSTANG (Pacifique et Atlantique) transposés en % de la population totale; au sujet de la fréquence d'individus présentant pour chaque taille une certaine position de l'extrémité antérieure du testicule vis-à-vis des bandes musculaires M2 à M6.

donc cette variété serait-elle typique de la Méditerranée. Nous venons de voir la faiblesse et même le manque d'arguments pour maintenir cette variété.

Notre matériel méditerranéen, pas plus que le matériel atlantique et pacifique de GARSTANG, ne permettent de considérer une variété à testicule court nommée *ehrenbergi*. Cette variété, qui n'existerait que

pour le stade gonozoïde, a été créée à propos de « malentendus » et doit disparaître de la nomenclature des Doliolides (1).

3) *Doliolum nationalis* et les modifications de son cycle

Nous avons vu que l'espèce *Doliolum nationalis* est la plus abondante au stade phorozoïde dans notre matériel; elle vient en dernière position pour le gonozoïde. De plus cette espèce a été absente lors de notre étude des autres stades (larve, oozoïde, nourrice, gastrozoïde), contrairement aux autres espèces qui montrent une représentation équivalente des différents stades dans le produit des pêches.

En ce qui concerne le phorozoïde et le gonozoïde, les caractères communs de détermination sont très nets et faciles à observer :

- position du tube digestif : formant une anse entre les muscles M6 et M7, anus sur le côté droit au niveau du muscle M6;
- position de la branchie : en selle bombée attachée dorsalement au niveau du muscle M2, ventralement entre M4 et M5;
- position de l'endostyle : du muscle M2 au muscle M4;
- position du ganglion nerveux : dorsal entre M3 et M4 (plus près de M4).

Ces caractères sont bien connus depuis que BORGET a décrit cette espèce pour la première fois, en ne figurant que le gonozoïde en 1893 et depuis qu'il a figuré d'excellente façon gonozoïde et phorozoïde en 1894. La présence de gonade caractérise le gonozoïde, celle d'un pédoncule ventral avec bourgeons, le phorozoïde. On connaît donc très bien le phorozoïde malgré ce qu'affirment BERRILL en 1950 (p. 283) et TERRY qui, en 1961, décrit ce stade comme s'il ne l'avait jamais été. GODEAUX, également en 1961 (fig. 3), donne un dessin de ce phorozoïde.

Nous avons pu constater qu'il se produit dans la mer à certaines époques des densités de population extrêmement fortes et ces densités, à une exception près (Golfe du Lion en 1958) que nous étudions plus loin spécialement, ne sont composées que du stade phorozoïde.

D'autres auteurs ont récolté également des grandes quantités de phorozoïdes alors que le gonozoïde est absent ou en faible nombre, ainsi d'ailleurs que les autres stades. BORGET (1894, p. 31, à la fin de la note 1) s'est heurté à ce phénomène sans pouvoir donner d'explication. Il signale une population très dense dans laquelle il trouve des phorozoïdes portant des jeunes individus sur leur pédoncule et s'étonne de ne trouver là que le stade phorozoïde, aucun gonozoïde

(1) L'espèce d'ULJANIN, nommée également *ehrenbergi* (ou quelquefois *ehrenbergii*) est aussi un mythe selon GARSTANG (1933, p. 226); le terme de *ehrenbergi* doit donc disparaître.

ni même aucune nourrice. Cela se passait en surface au sud de l'Espagne. TRE-GOUBOFF (1965) a observé sur 816 *Doliolum nationalis* récoltés au large de Ville-franche, 798 phorozoides, 11 larves, 3 oozoides et 4 gonozoides, sans cependant donner les caractères qui lui ont permis de déterminer larves et oozoides. CASANOVA (1966) cite également un très grand nombre de phorozoides de *Doliolum nationalis* en février 1963 en surface en Méditerranée centrale (2 gonozoides pour plus de 3 000 phorozoides). A Plymouth, RUSSELL et HASTING (1933) signalent dans leurs pêches en septembre-octobre 1931 et 1932, 5 gonozoides pour 2 061 phorozoides.

Le problème de l'origine de ces grandes quantités de phorozoides se pose donc; de même nous pouvons nous demander ce que produisent les bourgeons des phorozoides, car les gonozoides ne sont pas présents ou sont rares dans les pêches abondantes en phorozoides. Les autres espèces, comme *Doliolum mülleri*, montrent un rapport entre les deux stades voisins de 1 (1 à 1,5 avec légère prédominance des gonozoides).

Pour trouver une solution à ce problème nous avons fait des essais d'élevage pour obtenir les individus produits par les bourgeons des phorozoides. Les individus récoltés avec collecteur à fond mobile sont, après leur prélèvement, isolés dans des récipients de 250 ml d'eau de mer du large, débarrassée de son zooplancton visible mais non filtrée; elle est changée deux fois par jour. La température est maintenue constante à 17 °C. Le détail des résultats est donné dans le tableau II.

TABLEAU II

	Prélèvement le :	Bourgeons en développement visible le :	Jeunes individus libres le :
1ère expérience	15 novembre (matin)	16 novembre (soir)	17 novembre (matin)
2ème expérience	2 janvier (matin)	non observé 4 janvier	2 indiv. 4 janvier 2 indiv. 5 janvier
3ème expérience	5 janvier (matin)	6 janvier (matin)	6 janvier (soir)

Les individus obtenus ne portent aucune trace de gonade mais, par contre, portent tous un pédoncule ventral sur lequel sont bien visibles des bourgeons. Nos individus obtenus en élevage, bien que jeunes, sont parfaitement déterminables comme phorozoides de *Doliolum nationalis* d'après les caractères que nous avons déjà énoncés. Ils n'ont pu être maintenus longtemps en élevage faute de nourriture adéquate. Ceux qui ont atteint la plus grande taille (1^{re} génération

de la seconde expérience) mesurent 0,7 mm (l'adulte mesure environ 2 mm). Dans nos pêches, nous avons récolté des individus ayant la même taille que celle des exemplaires obtenus en élevage. Nos individus se relient parfaitement, par les caractères taxinomiques, par leur taille, par le nombre de stigmates branchiaux correspondant à cette taille, avec les phorozoïdes observés dans nos pêches.

Nous avons une explication probable du très grand nombre de phorozoïdes et du rapport phorozoïde/gonozoïde aberrant chez *Doliolum nationalis*, par la production de phorozoïdes par bourgeonnement des phorozoïdes eux-mêmes. Le cycle normal des Doliolides ne se produirait pas dans notre région de façon constante pour cette espèce et serait remplacé par un cycle court au niveau des phorozoïdes. Il semble également que, malgré le peu de données provenant d'autres océans, cela puisse être également envisagé ailleurs qu'en Méditerranée. Cela pourrait être facilement vérifié si les auteurs étudient avec soin le rapport entre les deux stades phorozoïde et gonozoïde de cette espèce.

Nous avons signalé une exception dans les descriptions de populations de *Doliolum nationalis* composées uniquement de phorozoïdes; cette circonstance s'est produite dans le golfe du Lion en 1958 et a été mise en évidence grâce à une campagne du « Président Théodore Tissier » dont nous avons pu étudier les pêches en collaboration avec J.-P. CASANOVA. Cette campagne a eu lieu en automne 1958 dans le secteur nord de la Méditerranée occidentale. L'unique représentant des Doliolides dans les pêches de surface effectuées au cours de cette campagne est *Doliolum nationalis*. Des densités énormes ont ainsi été mises en évidence dans le Golfe du Lion et l'espèce n'est pas représentée par l'unique stade phorozoïde habituel. Des individus sexués ne sont pas rares dans ce matériel; ils ont un ensemble de caractères communs avec ceux que les auteurs décrivent comme gonozoïde (BORGERT, 1893 et 1894; TRAUSTEDT, 1893, avec *Doliolum challengeri* mis en synonymie avec *D. nationalis*; GARSTANG, 1933, dont le schéma est repris par FRASER, 1947 et TREGOUBOFF et ROSE, 1957, etc.); cependant ils en diffèrent sur deux points :

— d'abord par la longueur du testicule qui est massif et ne dépasse jamais, même chez les individus les plus mûrs, le muscle M4 vers l'avant;

— ensuite et surtout par la présence d'un pédoncule ventral *portant des bourgeons* bien visibles, pédoncule tout à fait comparable à celui des phorozoïdes tel que l'a figuré BORGET en 1894.

Nous avons nommé ces individus, nouvellement observés, « gonophorozoïdes » car ce stade réunit à la fois le caractère fondamental du gonozoïde (gonades) et celui du phorozoïde (pédoncule avec bourgeons) (BRACONNOT, 1967). Nous avons vu dans l'étude de la croissance que ces individus sexués ont les mêmes caractères que les phorozoïdes; la droite de régression qu'on peut construire avec les points qui les représentent se superpose exactement à celle qui concerne les phorozoïdes. Après examen de ces résultats, nous devons conclure que les individus des deux stades sont du même type et qu'ils participent tous au cycle court de développement que nous avons décrit pour cette espèce. Quelques problèmes importants se posent néanmoins que nous ne pouvons résoudre complètement avec le matériel qui est à notre disposition : les gonophorozoïdes produisent-ils d'autres individus à partir de leurs bourgeons ? La reproduction sexuée a-t-elle lieu en même temps ? pour quelles raisons le stade sexué inhabituel apparaît-il dans certains cas ? (1).

4) Homologie des stades phorozoïde et gonozoïde chez les Doliolides

Nous avons vu à plusieurs reprises des éléments de convergence entre les caractères des deux stades. Il semble que ces deux formes soient le résultat de modalités différentes de développement d'un même type d'individu produit par bourgeonnement du stolon de la nourrice

— Les caractères morphologiques sont les mêmes dans chaque espèce : la musculature, le tube digestif, l'endostyle, la branchie, le système nerveux sont exactement semblables.

— Ils ont même origine; les bourgeons qui les produisent proviennent tous des probourgeons du stolon de la nourrice.

— Ils possèdent les mêmes caractères de croissance.

(1) Signalons que nous n'avons trouvé qu'un seul exemplaire de gonozoïde de *Doliolum nationalis* dans toutes nos pêches à Villefranche depuis 1960 et que ce spécimen était, lui aussi, un gonophorozoïde. Il a fallu les centaines d'individus du Golfe du Lion pour nous convaincre que ce n'était pas un « monstre ».

— Certains gonozoïdes possèdent un pédoncule persistant, même chez les individus les plus âgés (*Dolioletta*, *Doliolum*), d'autres montrent des bourgeons sur ce pédoncule qu'ils conservent (gonophoro-zoïdes de *Doliolum nationalis* (Pl. 3, A à C, E et F; Pl. 4, D).

— L'organogenèse des deux sortes d'individus est la même (GODEAUX, 1957).

Cette idée de l'homologie des deux stades a déjà été émise par GODEAUX en 1957; il précise (p. 239) : « les trois bourgeons (donnant respectivement des gastrozoïdes, des phorozoïdes et des gonozoïdes) sont équipotentiels et leur organogénèse avancée est subordonnée à des facteurs extrinsèques parmi lesquels la quantité de matériel nutritif pourrait être déterminante (BRIEN, 1928); les facteurs saisonniers (qualité de la nourriture liée à la nature du plancton; température, insolation) ne semblent pas déterminants d'après les bilans de capture. » Il ajoute encore (p. 245) : « le phorozoïde se définit comme un gonozoïde abortif, l'absence de gonade ou leur dégénérescence secondaire peuvent à nouveau s'expliquer par une simple déficience dans le régime alimentaire (BRIEN, 1928), la situation est étrangement analogue à celle d'hyménoptères sociaux (cas de l'abeille). ».

Nos observations confirment donc la thèse selon laquelle le phorozoïde et le gonozoïde sont un même individu dont l'évolution finale est fixée par les conditions du développement. Dans le cycle normal, les premiers développés, après les gastrozoïdes, sont les phorozoïdes et la condition sexuée ne pourrait être atteinte que plus tard. Dans le cycle court de *Doliolum nationalis*, les conditions ne sont pas favorables à l'apparition des individus sexués, sauf dans certains cas, comme dans le Golfe du Lion où l'on ne peut négliger le fait que l'abondance en gonophorozoïdes se produit dans le secteur de mélange des eaux du Rhône avec les eaux méditerranéennes, secteur qui est le siège d'une très forte productivité (COSTE et MINAS, 1967) et d'une grande richesse en matières nutritives; nous reviendrons sur ce phénomène dans notre étude écologique du groupe. Par analogie avec ce que cite GODEAUX au sujet d'insectes comme l'Abeille, notre cycle court peut faire penser au cycle parthénogénétique qui se produit chez des Pucerons où les individus fournissant la voie normale de développement avec fécondation n'apparaissent que dans certains cas.

Chez les Pucerons, c'est la température qui, devenant plus rigoureuse, provoque l'apparition de formes sexuées mâles pour qu'il y ait une fécondation des œufs qui seront une forme de résistance de

l'espèce dans des conditions peu favorables (1). Nous avons donc deux interprétations possibles grâce aux deux comparaisons que nous venons de voir : comme chez l'Abeille, l'apparition de formes sexuées permettant la fécondation pourrait se produire chez *Doliolum nationalis*, et dans la « colonie » chez les autres espèces, quand la quantité de nourriture est suffisante ou bien, comme chez les Pucerons, la forme sexuée permettant la fécondation n'apparaît qu'au moment où les conditions de survie de l'espèce deviennent moins sûres (conditions de température par exemple). La réalité d'une de ces deux interprétations possibles devra être vérifiée dans le plancton. Signalons toutefois le rapprochement entre *Doliolum nationalis* et le Cladocère *Penilia avirostris* effectué par CASANOVA (in BRACONNOT et CASANOVA, 1967), Cladocère qui présenterait un cycle parthénogénétique avec apparition de mâles à certains moments.

III. — CONCLUSION

Cette étude sur les phorozoïdes et gonozoïdes comprenait les espèces déjà envisagées pour les stades antérieurs, c'est-à-dire une espèce pour chaque sous-genre : *Doliolina*, *Dolioletta*, *Doliolum* (s. s.) ; mais pour ce dernier sous-genre, nous avons vu apparaître une espèce qui ne pouvait pas être envisagée au niveau des autres stades. Nous en avons donné l'explication et avons fait remarquer que cette espèce ubiquiste, *Doliolum nationalis*, très abondante un peu partout dans le monde, est fort mal connue ; nous donnons aussi l'explication de la méconnaissance des stades autres que phorozoïde et gonozoïde, et même devons persister dans l'ignorance de la forme de cette espèce aux stades larvaire, oozoïde, nourrice et gastrozoïde. Le cycle court de production des phorozoïdes par les phorozoïdes eux-mêmes, cycle qui semble très général et que nous avons mis en évidence pour la première fois, modifie totalement le cycle admis classiquement pour les Doliolides. Cette espèce ne possède *généralement pas* les stades

(1) Les cycles parthénogénétiques ne sont pas interrompus par la phase sexuée normale, avec fécondation, dans les contrées chaudes.

LE CYCLE ET L'ALTERNANCE DE GÉNÉRATIONS
CHEZ LES DOLIOLIDES

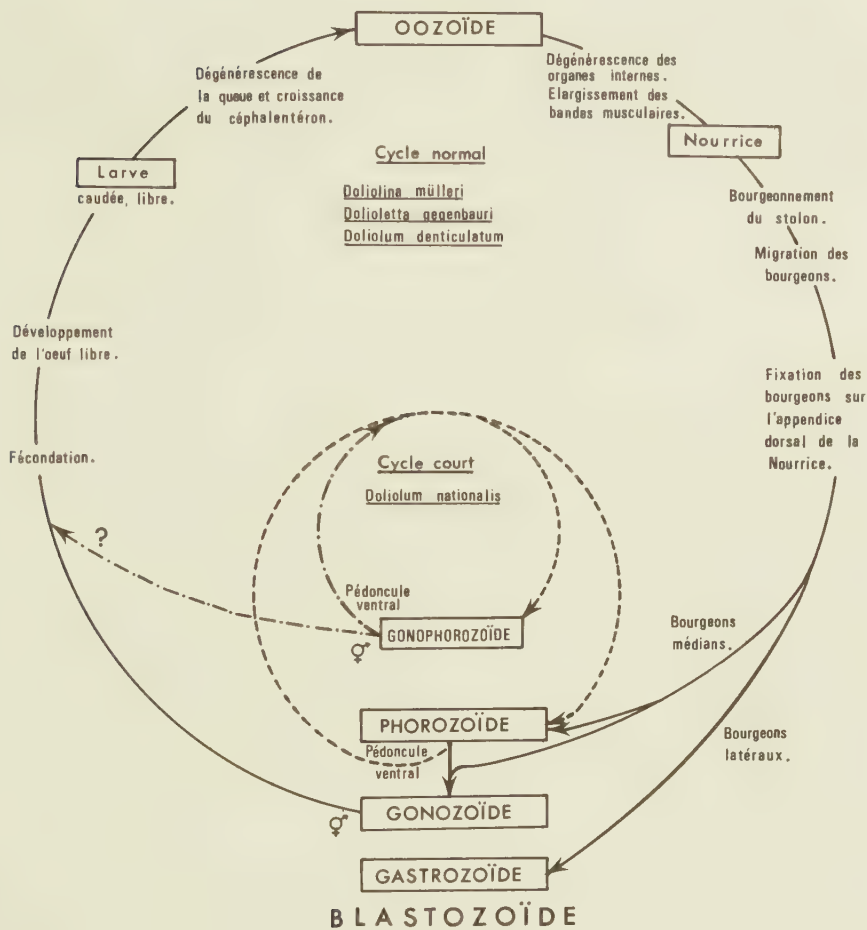


FIG. 5. — Schéma du cycle des Doliolides après modification.

larvaire, oozoïde, nourrice et gastrozoïde, qui restent tout à fait inconnus. Ils ne sont probablement pas inexistant car nous avons décrit des « gonophorozoides », à la fois gonozoïdes et phorozoides, en faible proportion bien sûr, mais dont il n'est pas utopique de penser qu'ils pourraient fournir des œufs, des larves et un cycle normal. Ces individus intermédiaires, nouvellement décrits, montrent à quel point phorozoides et gonozoïdes sont homologues mais aussi, bien que parti-

cipant de tout évidence au cycle court, ménageant une sortie possible vers le cycle normal passant par tous les stades habituellement admis.

Pour les autres espèces, nous avons observé la poursuite du cycle normal; nous avons dû supprimer la variété *ehrenbergi* de l'espèce *Doliolum denticulatum*, car son existence ne repose sur aucun argument valable et nous avons pu baser sur des observations précises les données habituellement invoquées au sujet de l'accroissement du nombre des stigmates branchiaux avec la taille et donc l'âge des individus (1).

BIBLIOGRAPHIE

1885. BARROIS (J.). — Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. *J. Anat. Physiol.*, **21**, 193-267.
1960. BARY (B.M.). — Notes on ecology, distribution and systematics of pelagic tunicates of New-Zealand. *Pacif. Sci.*, **14**, 101-125.
1950. BERRILL (N.J.). — The Tunicata, with an account of the british species. *Ray Soc. London*, 354 p.
1893. BORGERT (A.). — Ueber *Doliolum denticulatum* und eine neue dieser Art nahe verwandte Form aus dem atlantischen Ocean. *Z. wiss. Zool.*, **56**, 402-408.
1894. BORGERT (A.). — Die Thaliacea der Plankton Expedition. C - Vertheilung der Doliolen. *Ergbn. Atlant. Planktonexped.*, **2**, EaC, 68 p.
1896. BORGERT (A.). — Die Doliolum Ausbeute des « Vettor Pisani ». *Zool. Jb. Anat.*, **9**, 714-719.
1901. BORGERT (A.). — Die Nordischen Dolioliden. *Nord. Plankt.*, **1**, 1-4.
1963. BRACONNOT (J.C.). — Etude du cycle annuel des Salpes et Doliolles en rade de Villefranche-sur-mer. *J. Cons.*, **28**, 21-36.
1964. BRACONNOT (J.C.). — Sur le développement de la larve de *Doliolum denticulatum* Q. & G. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **259**, 4361-4363.
1967. BRACONNOT (J.C.). — Sur la possibilité d'un cycle court de développement chez le Tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borg. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **264**, 1434-1437.
1968. BRACONNOT (J.C.). — Sur le développement de la larve du Tunicier pélagique Doliolide : *Doliolum (Dolioletta) gegenbauri* Ulj. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **267**, 629-630.

(1) Le résumé tient lieu de conclusion générale avec la figure 5.

1967. BRACONNOT (J.C.), CASANOVA (J.P.). — Sur le Tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borg. en Méditerranée occidentale. *Rev. Trav. Inst. Pêch. marit.*, **31**, 393-402.
1948. BRIEN (P.). — Embranchement des Tuniciers : IV - Les Thaliacés. *Traité de Zoologie*, Grassé, **11**, 789-822.
1957. CACHON (J.). — Sur quelques techniques de pêches planctoniques pour études biologiques. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **1103**, 1-6.
1966. CASANOVA (J.P.). — Pêches planctoniques superficielles et profondes en Méditerranée occidentale : VII - Thaliacés. *Rev. Trav. Inst. Pêch. marit.*, **30**, 385-390.
1887. CHUN (C.). — Die pelagische Tierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der oberflächenfauna. *Bibl. Zool.*, **1**.
1967. COSTE (B.), MINAS (H.J.). — Premières observations sur la distribution des taux de productivité et des concentrations en sels nutritifs des eaux de surface du Golfe du Lion. *Cah. Océanogr.*, **19**, 417-429.
1898. DELAGE (Y.), HÉROUARD (E.). — *Traité de Zoologie concrète. Les prochordés*, **8**, 174-207.
1841. DELLE CHIAJE. — Animali invertebrati delle Sicilia citeriore. 6/7.
1926. DUDICH (E.). — Systematische und biologische Studien an den Phronima-Arten des Golfes von Neapel. *Zool. Anz.*, **65**, 117-139.
1923. FEDELE (M.). — Identità fra Dolchinia mirabilis, Korotneff e Doliolum chuni Neumann. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, **35**, 152-159.
1883. FOL (H.). — L'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. *Rec. Zool. Suisse*, **1**, 91-160.
1905. FOWLER (G.H.). — Biscayan plankton collected during a cruise of H.M.S. « Research ». *Trans. Linn. Soc. Lond. (Zool.)*, **10**, 89-103.
1947. FRASER (J.H.). — Thaliacea II - family Doliolidae. *Fich. Ident. Zoopl.*, **10**, 4 p.
1933. GARSTANG (W.). — Report on the Tunicata, Part 1 : Doliolida. *Rep. Brit. antarct. Exp. Terra nova.*, **4**, 195-251.
1854. GEGENBAUR (C.). — Ueber die Entwicklung von Doliolum. *Z. wiss. Zool.*, **5**, 13-16.
1856. GEGENBAUR (C.). — Ueber den Entwicklungscyclus von Doliolum, nebst Bemerkungen über die Larven diese Thiere. *Z. wiss. Zool.*, **7**, 283-314.
1963. GÉRY (J.). — Le problème de la sous-espèce et de sa définition statistique (à propos du coefficient de Mayr-Linsley-Usinger). *Vie et Milieu*, **13**, 521-541.
1955. GODEAUX (J.). — Stades larvaires du Doliolum. *Bull. Acad. Belg. cl. Sci.*, **41**, 769-787.
1957. GODEAUX (J.). — Contribution à la connaissance des Thaliacés. *Ann. Soc. zool. Belg.*, **88**, 5-285.
1959. GODEAUX (J.). — Stolon formation in *Doliolum*. *Proc. int. Congr. Zool.*, **15**.
1960. GODEAUX (J.). — Tuniciers pélagiques du golfe d'Eylath. *Bull. Sea Fisch. Res. Sta., Haifa*, **29**, 9-15.
1961. GODEAUX (J.). — L'oozoïde de *Doliolum nationalis* Borg. *Bull. Soc. Sci., Liège*, **1**, 5-10.

1962. GODEAUX (J.). — Tuniciers pélagiques. Résultats de l'expédition océanographique belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud, 1948-49. 3, 1-32.
1882. GROBBEN (C.). — *Doliolum* und sein Generationwechsel. *Arb. zool. Inst. Wien*, 4, 201-298.
1888. HERDMAN (W.A.). — Report upon the Tunicata on the scientific results of the voyage of H.M.S. « Challenger ». *Rep. Voy. Challenger 1873-76*, 27, 76, 166 p.
191. HERDMANN (W.A.). — A revised classification of the Tunicata with definitions of the orders, sub-orders, families, sub-families and genera and analytical keys to the species. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 23, 558-652.
1851. HUXLEY (T.H.). — Remarks upon Appendicularia and *Doliolum*, two genera of the Tunicata. *Phil. Trans. (B.)*, 2, 595-605.
1861. KEFERSTEIN (W.), EHLERS (E.). — Zoologische Beiträge gesammelt in Winter 1859-60 in Neapel und Messina, III - Ueber die Anatomie und Entwicklung von *Doliolum*. *Zool. Beitr., Berl.*, 53-71.
- 1904 a. KOROTNEFF (A.). — Ueber den Polymorphismus von *Dolchinia*. *Biol. Zbl.*, 24, 61-65.
- 1904 b. KOROTNEFF (A.). — Note sur les Cyclomyaires. *Mitt. zool. Stat. Neapel*, 16, 480-488.
1883. KOWALEVSKY (A.), BARROIS (J.). — Matériaux pour servir à l'histoire de l'Anchinie. *J. Anat. Physiol.*, 19, 1-23.
1852. KROHN (A.). — Ueber die Gattung *Doliolum* und ihre Arten. *Arch. Naturgesch.*, 18, 52-65.
1939. KRÜGER (H.). — Die Thaliaceen der « Meteor » Expedition. *Wiss. Ergebn. dtsh. atlant. Exped. « Meteor »*, 13, 111-152.
1890. LAHILLE (F.). — Recherches sur les Tuniciers. *Thèse, Toulouse*, 249 p.
1949. NAIR (R.V.). — The Thaliacea of the Madras Plankton. *Bull. Madras Govt. Mus. nat. Hist.*, 6, 1-41.
1906. NEUMANN (G.). — *Doliolum*. *Wiss. Ergebn. « Valdivia »*, 12, 95-243.
1909. NEUMANN (G.). — Mitteilung über eine neue Pyrosomen und *Doliolum* Art der deutschen Südpolar Expedition. *Zool. Anz.*, 33, 709-797.
- 1913 a. NEUMANN (G.). — Tunicata. *Das Tierreich*, 40, 36 p.
- 1913 b. NEUMANN (G.). — Die Pyrosomen und *Dolioliden* der deutschen Südpolar Expedition 1901-03. *Ergebn. dtsh. Südpolar Exped.*, 14, 1-34.
1935. NEUMANN (G.). — *Doliolidae*. *Bronn's Klassen*, 3, Spl. 2, 2, 1, 67 p.
1923. OTTO. — Beschreibung einiger neuen Mollusken und Zoophyten. *Nova Acta leop.*, 11, 275-314.
1936. PRENANT (M.). — Prochordés. *Hermann éd. Paris*, 48 p.
1824. QUOY (J.R.G.), GAIMARD (J.P.). — Voyages autour du monde. *Ann. Sci. nat. (b)*, 10.
1905. RITTER (W.E.). — The pelagic Tunicata of the San Diego region excepting the larvacea. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 2, 51-112.

1933. RUSSELL (F.S.), HASTINGS (A.B.). — On the occurrence of pelagic Tunicates (Thaliacea) in the waters of the English Channel off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **18**, 635-640.
1953. SEWEL (R.B.S.). — The pelagic Tunicata. *Sci. Rep. Murray Exped.*, **10**, 1, 1-90.
1967. TAVARES (D.Q.). — Occurrence of Doliolids and Salps during 1958-59-60 off the São Paulo coast. *Bol. Inst. oceanogr. S. Paulo*, **16**, 87-97.
1948. THOMPSON (H.). — Pelagic tunicates of Australia. *Comm. Counc. Sci. Ind. res. Australia*, 196 p.
1961. TERRY (R.M.). — Investigations of inner continental shelf waters off lower Chesapeake Bay. III - The phorozooid stage of the Tunicate *Doliolum nationalis*. *Chesapeake Sci.*, **2**, 60-64.
1937. TOKIOKA (T.). — Notes on Salpas and Doliolums occurring on the Pacific coast of Middle-Japan. *Annot. zool. jap.*, **16**, 219-231.
- 1958 a. TOKIOKA (T.), BERNER (L.). — Two new Doliolids from the eastern Pacific ocean. *Pacif. Sci.*, **12**, 135-138.
- 1958 b. TOKIOKA (T.), BERNER (L.). — On certain Thaliacea (Tunicata) from the Pacific ocean with description of two new species of Doliolids. *Pacif. Sci.*, **12**, 317-326.
1893. TRAUSTEDT (M.P.A.). — Die Thaliacea der Plankton Expedition, I - Systematische Bearbeitung. *Ergebn. Atlant. Planktonexped.*, **2**, EaA, 16 p.
1965. TREGOUBOFF (G.). — La distribution verticale des Doliolides au large de Villefranche-sur-mer. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, **64**, 1333, 47 p.
1957. TREGOUBOFF (G.), ROSE (M.). — Manuel de planctonologie méditerranéenne. *Centre national de la recherche scientifique, Paris*, 2 vol., 589 p.
1884. ULJANIN (B.). — Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. *Fauna u. Flora, Neapel*, **10**, 1-140.
1852. VOGT (C.). — Observations sur un nouveau genre de Tuniciers : Doliopsis. *Act. Soc. Helvet. Sci. nat. Sion*, **37**.
1854. VOGT (C.). — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. II - Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. *Mem. Inst. nat. Genève*, **2**, 1-102.

PLANCHE 1

- A, B, et C : Le phorozoïde de *Doliolina mülleri*. Vue de profil (A), de 3/4 montrant le pédoncule et l'endostyle court (B), et vue postérieure montrant la branchie plate et le tube digestif (C). Longueur totale : 1,5 mm.
 D : Le gonozoïde de *Doliolina mülleri*. Longueur totale : 1,5 mm.
 E et F : La variété *krohni* de *Doliolina mülleri*, un gonozoïde et deux phorozoïdes. Longueur totale : env. 2,5 mm.
 G et H : Gastrozoïde et bourgeons sur l'appendice dorsal de la nourrice de *Doliolina mülleri*. Longueur du gastr. : 0,6 à 0,8 mm (avec pédoncule).

PLANCHE 2

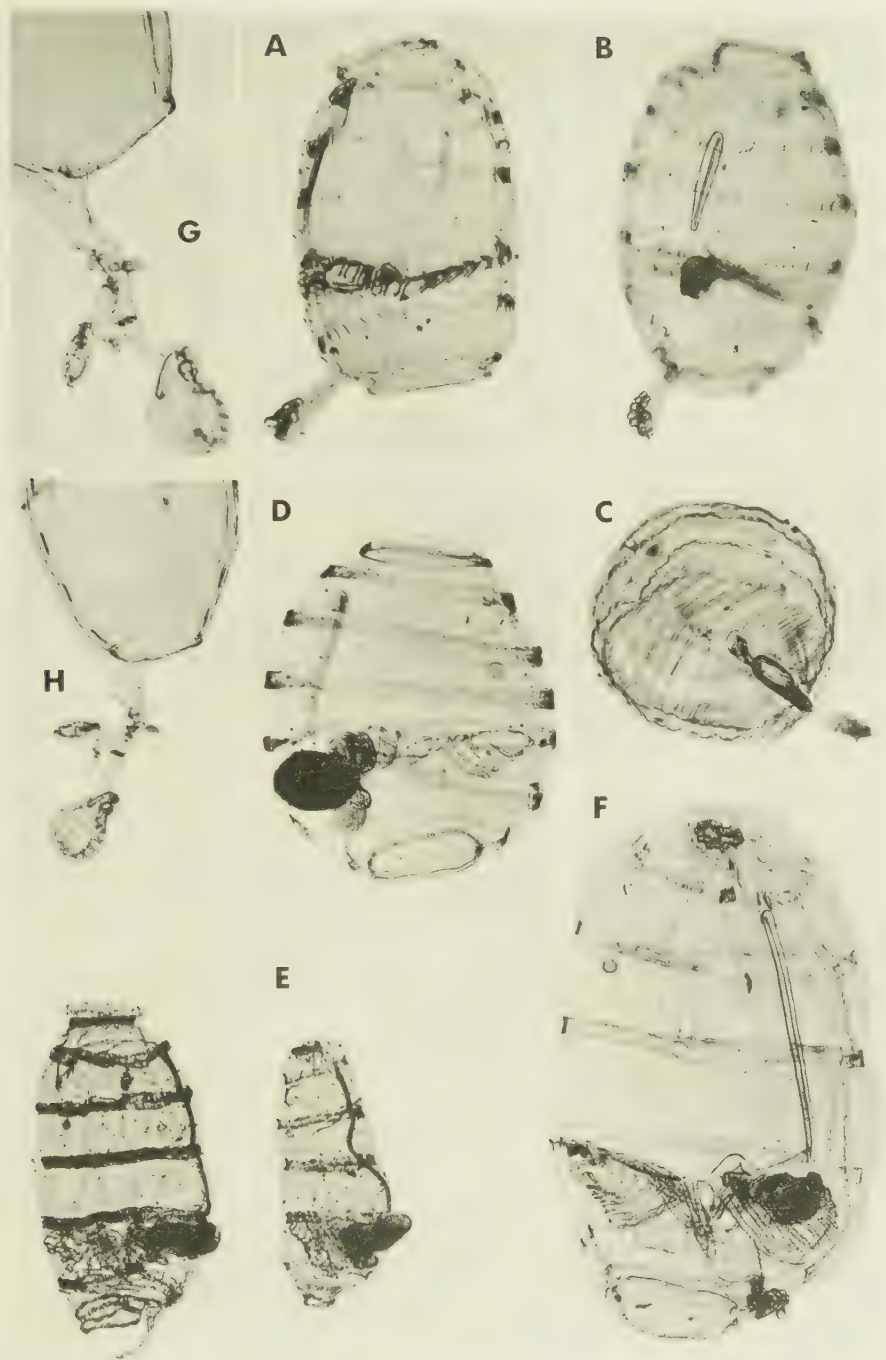
- A et B : Jeune phorozoïde de *Dolioletta gegenbauri*. Vue de profil (A); vue ventrale (B), on remarque sur le pédoncule le bourgeon primordial en forme de croissant. Longueur totale : 1,5 mm.
 C, D et E : Le phorozoïde de *Dolioletta gegenbauri*. Développement et disposition des bourgeons sur le pédoncule ventral.
 F et G : Gastrozoïde et bourgeons sur l'appendice dorsal de la nourrice de *Doliolina mülleri*. Longueur du Gastr. pédoncule compris : 0,6 à 0,8 mm.

PLANCHE 3

- A, B et C : Le gonozoïde de *Dolioletta gegenbauri*. On remarque le pédoncule grêle en dessous de l'ovaire. Longueur totale : 10 mm.
 D, E et F : Détails du gonozoïde de *Dolioletta gegenbauri*. D : tube digestif et ovaire.
 E : ovaire, oviducte (œufs non fécondés), et pédoncule. F : ovaire et pédoncule.

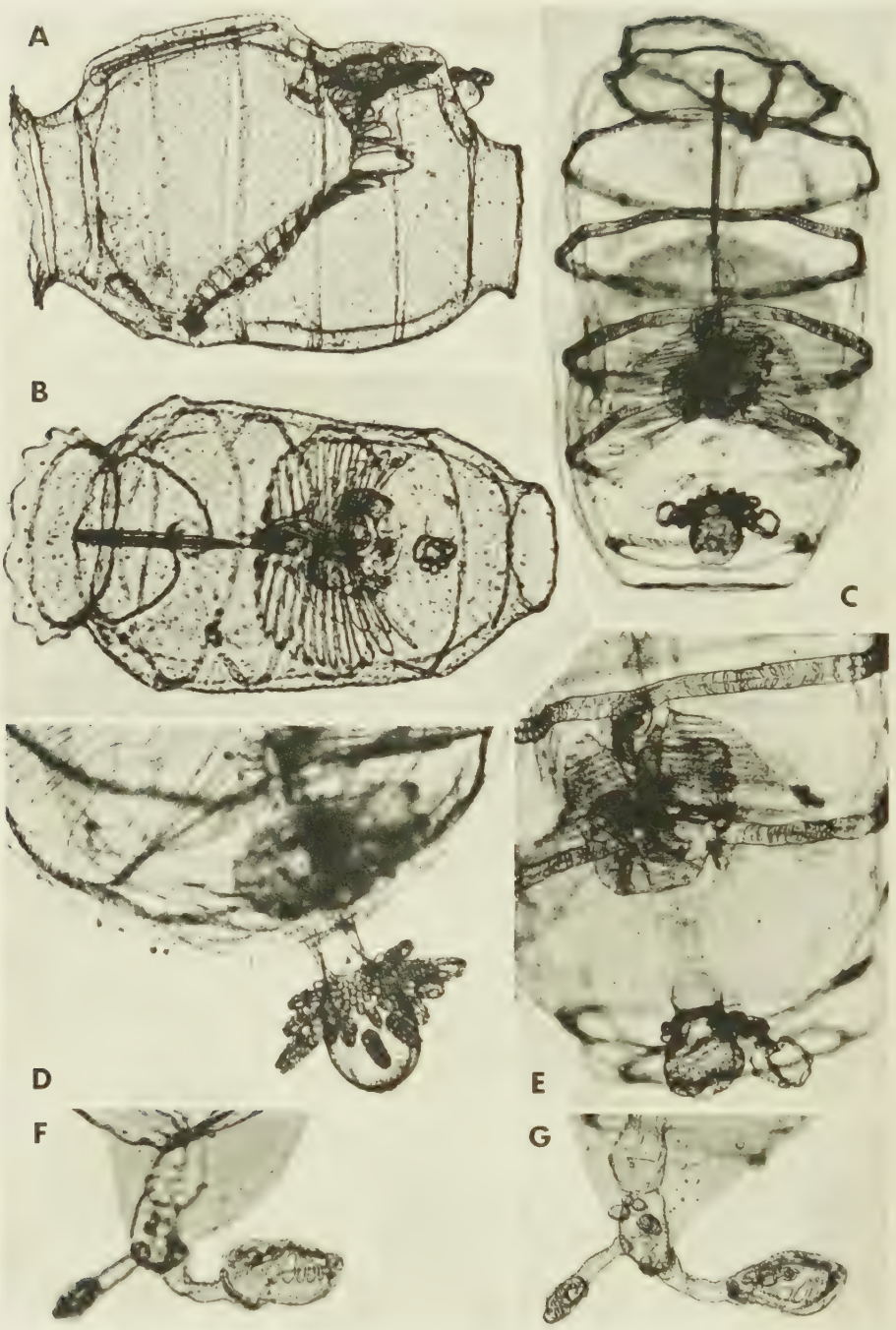
PLANCHE 4

- A et B : Le bourgeonnement de phorozoïdes par le phorozoïde de *Doliolum nationalis*. Longueur totale : 2 mm. En A on distingue sur le pédoncule du phorozoïde néoformé le bourgeon primordial en forme de croissant qui donnera naissance à d'autres bourgeons, ce qui permettra la poursuite du « cycle court ».
 C : Le phorozoïde de *Doliolum denticulatum*. Longueur totale : env. 4 mm.
 D : Un gonozoïde de *Doliolum denticulatum* montrant un pédoncule (sans bourgeon). Longueur totale : 4 mm.
 E : Gonozoïde de *Doliolum denticulatum* au stade mâle.
 F : Gonozoïde de *Doliolum denticulatum* au stade femelle.
 G : Gonozoïde de *Doliolum denticulatum* à testicule court (prétendue variété *ehrenbergi*).



Phot. J.C. Braconnot

Planche I
Cycle des Doliolides.



Phot. J.C. Braconnot

Planche II
Cycle des Doliolides.

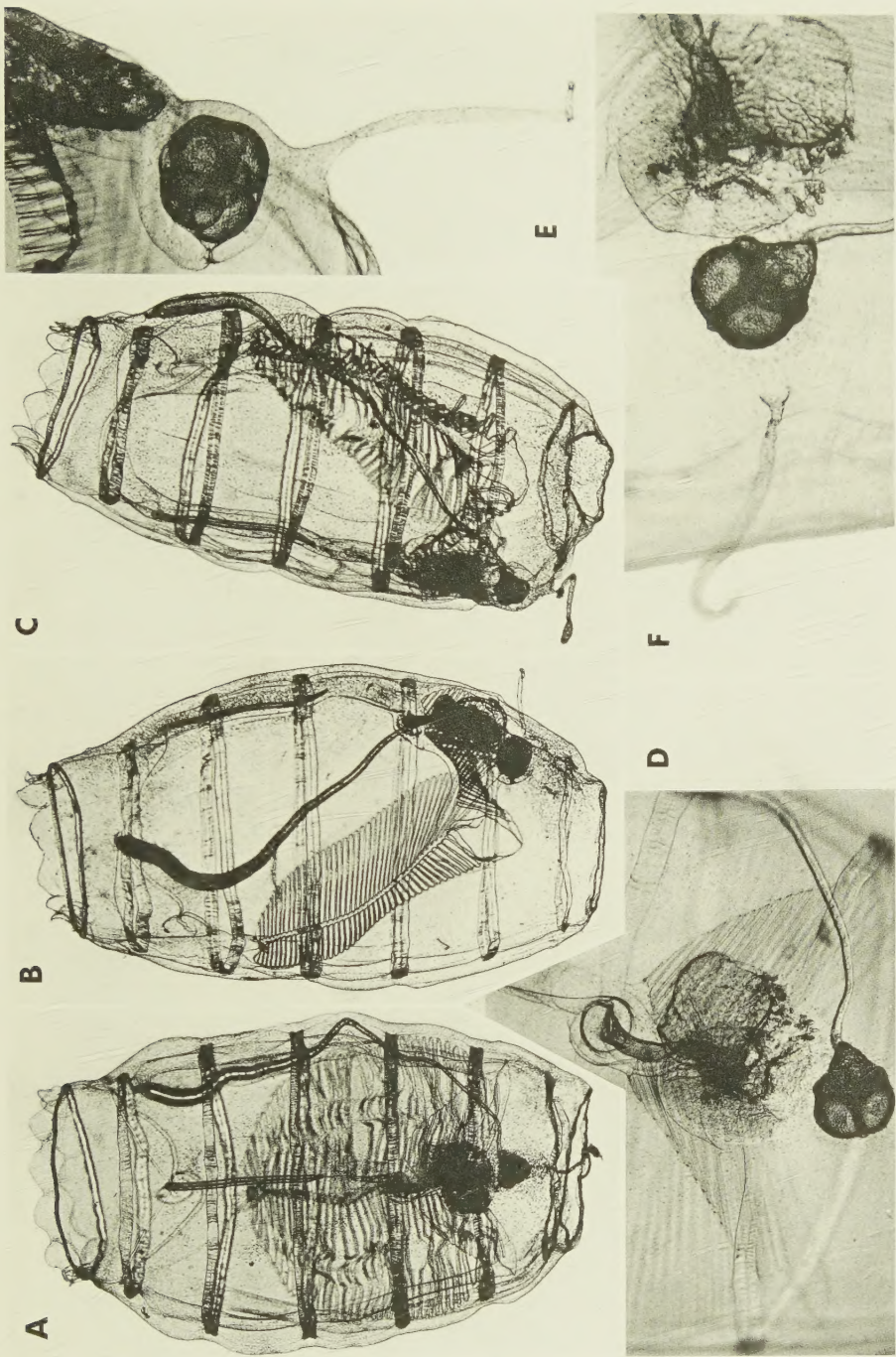
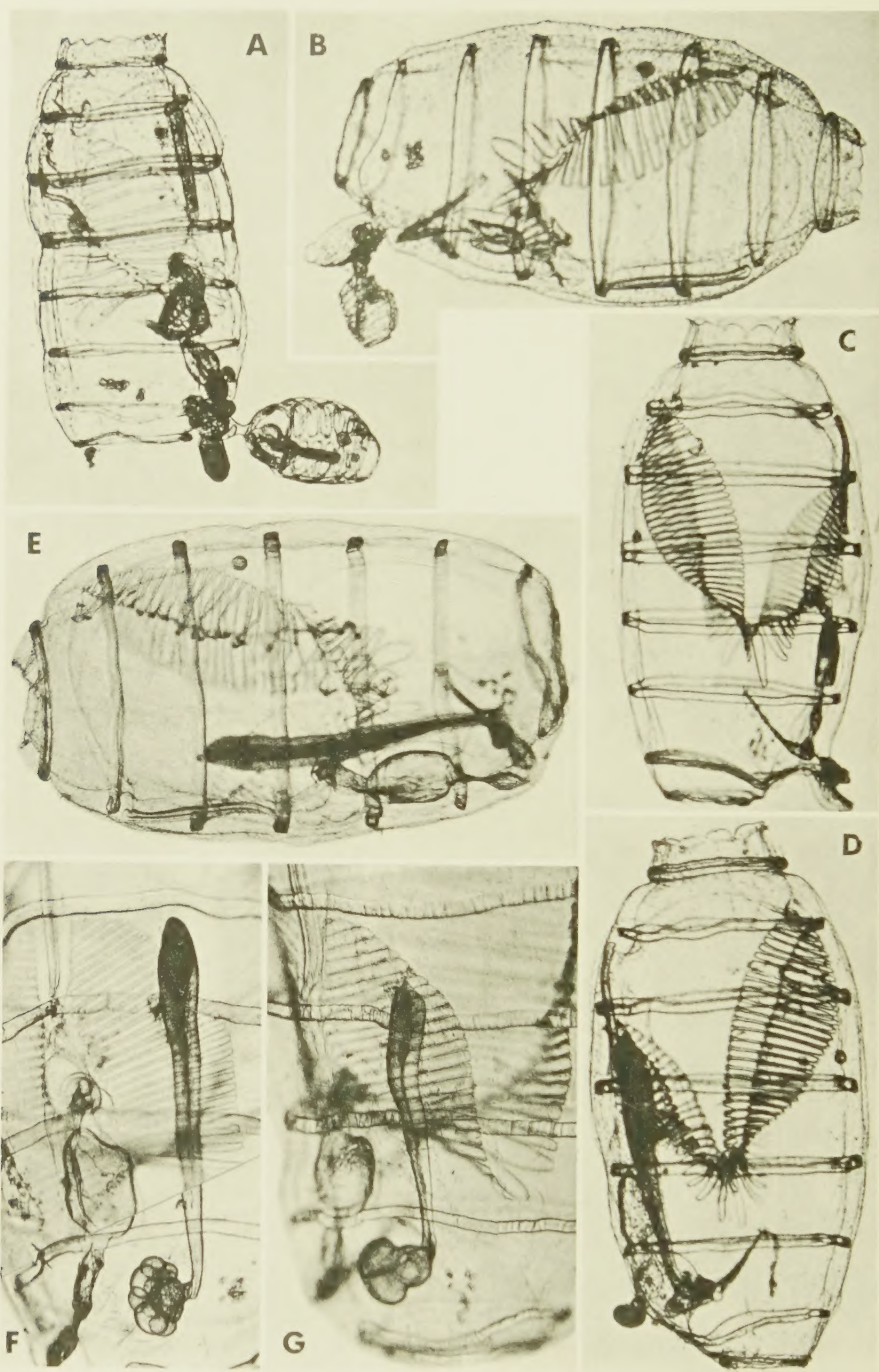


Planche III
Cycle des Dolioles.

Phot. J.C. Braconnot



Phot. J.C. Braconnot

Planche IV
Cycle des Doliolides.

